Tyrannosaurus rex

Da Wikipedia, l'enciclopedia libera.

Tirannosauro



Ricostruzione scheletrica di *Tyrannosaurus rex*

Intervallo geologico

Cretacico superiore

PreЄ Є O S D C P T J K Pg N

Stato di conservazione

Fossile

Classificazione scientifica

Dominio	Eukaryota
Regno	Animalia
Sottoregno	Eumetazoa
Ramo	Bilateria
Superphylum	Deuterostomia
Phylum	Chordata
Subphylum	Vertebrata
Infraphylum	Gnathostomata
Superclasse	Tetrapoda
Classe	Sauropsida
Sottoclasse	Diapsida
Infraclasse	Archosauromorpha
Superordine	Dinosauria
Ordine	Saurischia
Sottordine	Theropoda
Infraordine	Coelurosauria
Superfamiglia	† Tyrannosauroidea
Famiglia	† Tyrannosauridae

Tyrannosaurus rex (il cui nome significa letteralmente "re lucertola tiranna") è una specie di dinosauro teropode vissuto nel Cretaceo superiore, circa 70-65 milioni di anni fa (Maastrichtiano), appartenente alla famiglia dei tirannosauridi. Il nome comune italiano di questo genere di dinosauri è "tirannosauro". Visse nel Nordamerica, che a quell'epoca era un continente isolato nominato Laramidia. *Tyrannosaurus* era molto più diffuso geograficamente degli altri tirannosauridi. I suoi fossili si trovano in una varietà di formazioni risalenti all'epoca Maastrichtiana del Cretaceo superiore, circa 70-65 milioni di anni fa.[1] Fu una delle specie degli ultimi dinosauri propriamente detti quando si ebbe l'estinzione di massa del Cretaceo-Paleocene, che ne determinò la scomparsa.

Come gli altri tirannosauridi, *Tyrannosaurus* era un carnivoro bipede con un cranio largo e massiccio, bilanciato da una coda lunga e pesante. In confronto alle sue gambe robuste, gli arti anteriori di *Tyrannosaurus* erano corti, ma relativamente possenti e forniti di due dita artigliate. Benché sia stato superato in dimensioni dallo *Spinosaurus* il *Tyrannosaurus* fu il più grande dei tirannosauridi e uno dei predatori terrestri più grandi e forti conosciuti.

L'esemplare fossile più completo (scoperto nel 1992 e denominato "Sue") misura circa 12,3 metri di lunghezza,[2] 4,5 metri di altezza,[3] e si stima fino a 6,8 tonnellate di peso[4], tuttavia, secondo recentissime scoperte, il reperto denominato "Scotty", scoperto nel 1991, ma completamente recuperato solo da pochi anni, a causa di particolari difficoltà nello scavo, risulterebbe essere il Tirannosauro più grande, massiccio ed anziano mai rinvenuto.[5][6]Accurate stime, ricavate da uno scheletro quasi completo, riportano che l'esemplare misurerebbe più di 13 metri di lunghezza e peserebbe circa 8,8 tonnellate, superando così il precedente record stabilito da "Sue".[5][7]. Anche altri esemplari più incompleti, sono stati stimati: il "C. Rex ", scoperto da Jack Horner nel 2000, pur incompleto, risulterebbe anch'esso essere più lungo e robusto di "Sue", facendo raggiungere alla specie i 14 metri di lunghezza[8] e portando nuovamente l'animale a concorrere per il titolo di più grande dinosauro carnivoro di tutti i tempi.

Sottofamiglia	† Tyrannosaurinae
Tribù	† Tyrannosaurini
Genere	***†Tyrannosaurus*** Osborn, 1905
Specie	***Tyrannosaurus rex***

Nomenclatura binomiale

†Tyrannosaurus rex
Osborn, 1905

Sinonimi

*vedi testo

Alcuni paleontologi hanno ipotizzato che il *T-rex* fosse un predatore al vertice della piramide alimentare dell'epoca, nutrendosi di adrosauri, ceratopsidi, anchilosauridi e probabilmente anche di sauropodi;[9] altri, invece, hanno proposto che l'animale fosse uno spazzino necrofago. La questione è oggetto di un lungo dibattito nella paleontologia, nel quale la maggior parte dei paleontologi ritiene che *Tyrannosaurus* fosse un carnivoro opportunista, ossia che si nutrisse sia di prede vive sia di carcasse.[10] Si stima che fosse dotato d'una delle mandibole più forti nel regno animale.[11][12]

La mandibola secondo una simulazione fatta da Gregory Erickson, della Florida State University, e Paul Gignac, dell'Oklahoma State University e pubblicata su Scientific Reports poteva esercitare un morso di 36.000 N circa, cifra poi elevata a 53.000 N negli studi successivi. La pressione era dell'ordine di 700 kg/cm^2. Questa forza era però estremamente inferiore rispetto a quella dei grandi coccodrilli, come Purussaurus o Rhamposuchus[13][14].

Come afferma Gignac, grazie a questa abilità "il T rex è riuscito a sfruttare maggiormente le carcasse dei grandi dinosauri cornuti e dei dinosauri dal becco di anatra, le cui ossa erano ricche di sali minerali e di midollo".[15]

Nel 2019 sono stati effettuati nuovi studi sul cranio e la potenza del morso del T-Rex: Ian N. Cost (Columbia University) avvalendosi di una variegata equipe, dopo aver ricostruito una complessa mappa 3D del cranio del rettile e averne analizzato le dinamiche, anche con tecniche ingegneristiche, valutando l'insieme di tessuti di collagene e legamenti, è giunto alla conclusione che il Tyrannosaurus rex possedesse una struttura rigida (come quella dei coccodrilli e delle iene) e non flessibile (come gli uccelli e i serpenti). Inoltre dalle analisi è emerso che il palato del *T-rex* fosse particolarmente rigido ed in grado di resistere a sollecitazioni meccaniche molto forti, durante la masticazione. Tutto questo avrebbe garantito al rettile, di esercitare nel morso una potenza di 64.000 N., pari a 7,1 tonnellate, rendendolo in grado di frantumare qualsiasi tipo di ossa. Secondo varie sperimentazioni, il Tyrannosaurus rex sarebbe stato in grado di distruggere la carrozzeria di un'auto. In ogni caso, la potenza sprigionata dalle mandibole del *T-rex* rende questo grande rettile ufficialmente l'animale terrestre dal morso più potente mai registrato; basta pensare che un esemplare adulto avrebbe potuto provocare ad una preda (come ad esempio un *Triceratops*) una ferita lunga 60 cm e profonda 30, il che significa che raggiunta la preda da dietro il *T-rex* l'avrebbe immediatamente atterrata. [16]

Sono stati rinvenuti più di 50 resti fossili di *Tyrannosaurus*, inclusi diversi scheletri quasi completi. Almeno uno di questi esemplari conserva tracce di tessuti molli e di proteine. L'abbondanza di reperti ha reso possibile ricerche dettagliate sugli aspetti della biologia di *Tyrannosaurus*, incluse quelle relative alla biomeccanica ed alla sua crescita. Sono invece ancora oggetti di dibattito i suoi comportamenti di caccia, il suo grado di intelligenza, la sua fisiologia e altri dettagli di vita come la sua velocità massima durante una corsa. Anche la sua tassonomia è oggetto di controversia, poiché alcuni studiosi considerano *Tarbosaurus bataar*, rinvenuto in Asia, una seconda specie di *Tyrannosaurus*, mentre altri lo classificano come un genere separato. Altri generi di tirannosauridi nordamericani, descritti al momento della loro scoperta come nuovi taxa, sono stati successivamente sinonimizzati con *Tyrannosaurus*.

Indice

Etimologia

> «*Tyrannosaurus* è universalmente noto con l'intero nome specifico, *Tyrannosaurus rex*, fatto che lo eleva al di sopra del genere anonimato delle altre specie di fossili, quasi tutte note solo col nome generico, senza mai menzione della specie. Qualcuno cita mai *Velociraptor mongoliensis*? No, esiste solo il "velociraptor" (o, peggio, "il raptor").»
>
> (Andrea Cau (2012)[17])

Il nome scientifico del tirannosauro si deve a Henry Fairfield Osborn e richiama in ambo le sue parti un'idea di dominio: *Tyrannosaurus* è la sintesi del greco τύραννος (*týrannos*: "tiranno") e σαῦρος (*sâuros*: "lucertola"); *rex* è il latino per "re". Dunque il suo nome scientifico completo significa "Re Lucertola Tiranna".

Anatomia

" *Il Tirannosauro univa in sé le dimensioni di un elefante, la violenza di una tigre e la dentatura di uno squalo"* [18]

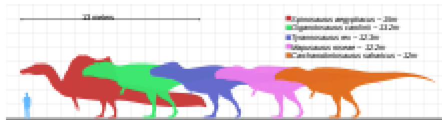


Diagramma che mostra *Tyrannosaurus* (evidenziato in blu) e altri quattro teropodi giganti (*Spinosaurus* in rosso, *Carcharodontosaurus* in arancione, *Giganotosaurus* in verde e Maposaurus in rosa) in confronto a un essere umano. Ogni sezione della griglia rappresenta un metro quadrato.



Scheletro dell'esemplare "Sue".

Il *Tyrannosaurus rex* fu uno dei carnivori terrestri più grossi di tutti i tempi; l'esemplare più completo, e ritenuto fino a poco tempo fa, il più grande scoperto (inventariato come FMNH PR2081 e noto col nomignolo di "Sue"), ha uno scheletro che misura 12,3 metri di lunghezza,[2] ed è alto 5,5 metri.[3] Stime sul suo peso in vita variano, da 4,5 tonnellate[19][20] fino a più di 7,2,[21] sebbene le stime più recenti lo approssimano a 5,4-6,8 tonnellate.[4][22][23][24] Uno studio condotto nel 2011 determinò che il peso massimo di Sue, sia stimabile tra 9,5-18,5 tonnellate. Gli autori dello studio dichiararono però che le loro stime minime e massime sono basate su modelli con margini d'errore sostanziali, e che consideravano le stime o troppo "smilze", "grasse", o "sproporzionate".[2] Packard *et al.* (2009) applicò i metodi usati per stimare il peso di dinosauri per stimare il peso degli elefanti, e scoprì che tali metodi producevano sovra stime; perciò il peso di *Tyrannosaurus rex* potrebbe essere inferiore a quanto valutato in passato.[25] Altre stime hanno concluso che gli esemplari più grandi di *Tyrannosaurus* pesassero circa[26] o oltre le 9 tonnellate.[2][27][28]

Nel Marzo 2019 è stato appurato da un team di paleontologi, guidati da Scott Pearson, che, il reperto denominato "Scotty" (RSM P2523.8) ,scoperto nel 1991, e completamente recuperato solo da pochi anni, a causa di particolari difficoltà nello scavo, risulterebbe essere il Tirannosauro più grande mai rinvenuto.[5][6]



Scheletro dell'esemplare "Scotty" ,esposto in Giappone.

Il reperto è considerato ormai completo (circa al 70%) e dallo studio delle zampe posteriori e del femore, il gruppo di ricerca ha potuto stabilire con certezza che " Scotty " fosse lungo più di 13 metri e pesante 8,845 tonnellate, superando in tal modo il record stabilito da "Sue"[5][6]; In particolare sorprende la robustezza dell'animale, tale da renderlo il più massiccio predatore terrestre mai scoperto,[6] inoltre Scotty risulta essere il più anziano Tirannosauro mai trovato avendo vissuto per circa trent'anni.[6]

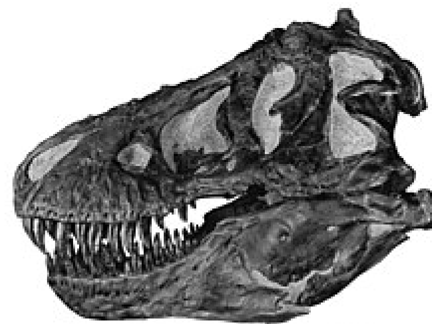
Altri tirannosauri di taglia "extra large" , seppur notevolmente incompleti, sono l'esemplare "MOR 008" il cui peso è stato stimato fosse 7 tonnellate per 14 metri di lunghezza.[29] ed il reperto soprannominato "C-REX" , le cui stime, eseguite da Jack Horner, attribuirebbero al T. Rex un peso vicino alle 9 tonnellate e una lunghezza superiore ai 14 metri.[30]

Si tratta comunque di stime eseguite su reperti incompleti, in particolare dedotte dalle dimensioni degli arti inferiori.

Come gli altri teropodi, il collo di *Tyrannosaurus* era curvato a forma di 'S', ma si distingueva per la sua limitata lunghezza e la muscolatura che sopportava la sua testa massiccia. Gli arti anteriori erano forniti di sole due dita,[31] con un ulteriore metacarpo diminuito che rappresenta un terzo dito residuo.[32] Al contrario, gli arti posteriori erano tra i più lunghi relativi al corpo di qualsiasi altro teropode. La coda era lunga e robusta, pesante mezza tonnellata, contenendo a volte più di 40 vertebre, per bilanciare il peso della testa e del torace massiccio. Molte delle ossa erano cave, fatto spiegato come alleggerimento dell'animale senza perdita di forza fisica.[31]

Testa

La testa in quanto tale era eccezionalmente massiccia, lunga fino a 1 metro e mezzo[33] e, rispetto ad altri teropodi precedenti e contemporanei, fortemente modificata nella forma. L'area posteriore del cranio era molto allargata, mentre il muso si stringeva in corrispondenza delle narici. Di conseguenza gli occhi riuscivano ad avere un ottimo campo visivo nella regione anteriore e anteriore/inferiore, fornendo all'animale una visione stereoscopica ritenuta superiore a quella delle altre specie contemporanee.[34][35]



Profilo del cranio (AMNH 5027)

Le ossa nasali, fuse tra loro, fornivano all'animale una struttura cranica più massiccia e resistente. Molte ossa erano pneumatiche, come quelle degli uccelli, consentendo così una riduzione del peso e una migliore flessibilità. Queste caratteristiche indicano una notevole potenza del morso che doveva essere di gran lunga superiore rispetto a tutti i non tirannosauridi.[11][36][37]

La bocca del T. rex presentava trenta denti nell'arcata superiore e ventotto in quella inferiore, caratterizzati da un'elevata eterodonzia (differenza di forma).[31][38] La lunghezza varia dai dieci ai trenta cm. In generale hanno una sezione trasversale ovale e presentano un bordo finemente seghettato. I premascellari superiori sono, invece, ravvicinati e presentano una sezione a D. I denti rimanenti erano robusti, più spaziati e con nervature di rinforzo, piegati all'indietro con una forma complessiva a banana che evitava che si spezzassero durante il morso e mentre strappavano la carne.[39] Le dimensioni dei denti potevano arrivare fino a trenta cm di lunghezza, inclusa la radice; erano quindi i più grandi tra i dinosauri carnivori.[3]

Il morso del tirannosauro era poderoso, simile per potenza a quello dell'attuale coccodrillo marino con una stima di 36.000 - 53.000 N. Non era tuttavia in grado di rivaleggiare con quello dei grandi coccodrilli, che lo superavano diverse volte per potenza e pressione.[14] Questa caratteristica gli consentiva comunque di perforare e spezzare le ossa di prede di grandi dimensioni, come si nota dai segni lasciati dai denti su alcuni resti fossili. Nel 2019 sono stati effettuati nuovi studi sul cranio e il morso del T. rex; Ian N. Cost (Dipartimento di Patologia e Scienze anatomiche dell'ateneo di Columbia) a capo di una variegata equipe di ricercatori, dopo aver ricostruito una complessa mappa 3D del cranio del rettile e averne analizzato le dinamiche anche con tecniche ingegneristiche, è giunto a importanti conclusioni: il morso del Tyrannosaurus rex poteva sprigionare la forza di 64.000 N. pari a 7,1 tonnellate, circa quattro volte in più del coccodrillo marino. Questo perché la struttura ossea del cranio del T. rex era di tipo rigido, come gli attuali coccodrilli e le iene, e non flessibile come teorizzato nei decenni precedenti; in particolare il palato del rettile era molto rigido, in grado di attutire le sollecitazioni meccaniche della masticazione, e la pressione del suo morso avrebbe potuto distruggere un'auto. Il T. rex è stato l'animale terrestre dal morso più potente mai esistito.[16]

Pelle e piume

Benché non ci siano prove dirette per la presenza di piumaggio in *Tyrannosaurus*, molti paleontologi, all'inizio del secondo decennio del XXI secolo, in base alla presenza in specie imparentate di taglia simile,[40] ritengono che sia probabile che avesse un corpo ricoperto di piume o almeno su parti del corpo.[41]. Mark Norell dell'American Museum of Natural History dichiarò che, malgrado l'assenza di prove dirette, il motivo per ritenere che *T. rex* fosse piumato, per almeno una fase della sua vita, è uguale a quello per ritenere che l'australopiteco Lucy avesse i peli.[40]

Le prime indicazioni suggerenti la presenza di piumaggio nei tirannosauroidi vennero dalla specie *Dilong paradoxus*, scoperto nella Formazione Yixian di Cina (2004). Il suo scheletro fossilizzato conserva delle strutture filamentose che sono comunemente riconosciute come i precursori delle piume.[42] Siccome fino a questa scoperta tutte le impronte della pelle dei tirannosauroidi giganti conosciuti mostravano segni di squame, i ricercatori che studiavano *Dilong* congetturarono che le piume fossero presenti negli esemplari adulti di specie di taglia minore e gli esemplari giovani di specie più grandi, per poi essere perse alla maturità.[42]



Ricostruzione di testa di *T. rex* adulto esposta al American Museum of Natural History (New York)

Ulteriori e successive scoperte suggerirono che anche certi tirannosauridi giganti adulti avevano le piume (come lo *Yutyrannus huali)*, così mettendo in dubbio l'ipotesi che la presenza di piumaggio fosse collegata alla grandezza.[43]

Il rinvenimento dello *Yutyrannus huali* (9 metri di lunghezza circa) nel 2012, evidenziò la presenza di piume su varie parti del corpo, così suggerendo che il corpo intero ne fosse ricoperto,[43] e questo fece spostare l'attenzione sulla possibilità che anche Tirannosauridi di maggiori dimensioni, come il *T. rex*, potessero esserne ricoperti.

Studi pubblicati nel 2017 (anche da Biology Letters[44] e da National Geographic[45]), condotti dai paleontologi Peter Larson e Jack Persons, fornirebbero prove avvaloranti la tesi che il *T. rex* fosse ricoperto da squame, come gli odierni rettili, e non da piume; infatti secondo questo studio basato sulle impronte della pelle di un tirannosauro, denominato dai ricercatori "Wyrex", impresse su alcune rocce, impronte di parti del bacino, della coda e del collo, è chiaramente emersa l'assenza di setole o piume e una tipica formazione squamosa da rettile.[46]

Infatti la correlazione inerente al piumaggio, tra Il Nord Americano *Tyrannosaurus rex* e l'asiatico *Yutyrannus huali*, alla luce dei nuovi ed evidenti riscontri di pelle squamosa, evinti su vari generi di tyrannosauridi del Tardo Cretaceo, come *Gorgosaurus*, *Tarbosaurus* e lo stesso *T. rex*, al momento vacilla se non cade completamente. Il confronto diretto tra le stesse parti del corpo di *Yutyrannus* e gli altri tirannosauridi Nord Americani, mostra la netta discrepanza tra i reperti: lì dove su *Yutyrannus* erano emerse tracce di piumaggio, non vi è alcun riscontro per il *T. rex*[47] Tutto ciò ha suggerito ai paleontologi che questi animali avessero preso strade evolutive differenti.[47] I ricercatori sono convinti che il *T. rex* avesse perso completamente o quasi, tali strutture per una questione di taglia, termoregolazione corporea, ed habitat.[45]

Pertanto dopo un decennio di discussione, i paleontologi, (tra i quali Philip J. Currie e Robert T. Bakker[44]) sono concordi per quanto concerne la ricostruzione dell'aspetto del *T. rex*, ad un'interpretazione più tradizionale e "canonica", in assenza di vere prove sulla presenza di protopiume.[46]

Inoltre la scoperta di tegumento facciale squamoso, in un esemplare di *Daspletosaurus*, indicherebbe che buona parte dei tirannosauridi, compreso il *Tyrannosaurus*, possedessero sviluppati organi sensoriali tegumentari facciali, eventualmente utilizzati per il contatto, la modulazione dei movimenti mascellari, la percezione della temperatura e la rilevazione delle prede. Le grandi scaglie piatte e larghe presenti sul muso (simili a quelle dei coccodrilli) garantivano inoltre un ulteriore protezione sul muso durante la cattura delle prede e durante i combattimenti intraspecifici.[48][49][50]

Dimorfismo sessuale

Tra gli anni ottanta e gli anni novanta, quando si è cominciato ad avere un numero di evidenze fossili sufficientemente ampio per effettuare analisi su basi statistiche, si cominciò a proporre di differenziare sessualmente i tirannosauri in base alla grandezza. Esistono infatti due "tipi" distinti di scheletri di tirannosauro adulto. Un tipo è massiccio e grande, mentre il secondo tipo è più gracile e di dimensioni più contenute. L'esempio lampante della prima categoria è lo scheletro denominato *SUE* (in onore della scopritrice Sue Hendrickson) il più completo (e anche più grande, raggiungendo i 13 metri di lunghezza) mai ritrovato.
È stato proposto da diversi paleontologi che, come accade negli uccelli rapaci odierni, gli scheletri più grandi e massicci appartenessero alle femmine di tirannosauro, mentre quelli più leggeri appartenessero ai maschi.
L'ipotesi sembrava trovare riscontro nella differenza dimensionale nel chevron della prima vertebra caudale. L'osso in questione appariva più sviluppato sugli esemplari più piccoli e meno sui più grandi. Si ipotizzò che le

ridotte dimensioni fossero legate alla necessità di lasciare passare più facilmente le uova dal tratto riproduttivo.[51] A rafforzare la teoria, venne portato un vecchio studio di Romer sui coccodrilli, che si sarebbe però rivelato erroneo.[52]



Ricostruzione scheletrica nell'atto d'accoppiamento, Museo del Jurásico de Asturias

La scoperta di questo errore di fondo nello studio sui coccodrilli, unito al rinvenimento nello scheletro di SUE di un chevron pienamente sviluppato, hanno portato in anni recenti a rivedere radicalmente queste ipotesi. L'unico individuo di cui sia stato individuato con certezza il sesso è il MOR 1125 (il cosiddetto B-rex rinvenuto nel Montana orientale di cui è stato possibile analizzare il midollo, conservatosi parzialmente), scoperto da Jack Horner e Mary Schweitzer nel 2000. L'esemplare non era particolarmente grande, né era molto completo. Tuttavia, uno sguardo all'interno di uno dei femori nel 2007 ha rivelato che si trattava di un esemplare unico. C'erano tessuti molli all'interno, insieme a strutture simili a vasi sanguigni. Questi erano simili ai vasi sanguigni di uno struzzo, fornendo ulteriori prove della relazione tra uccelli e dinosauri. Da un'analisi dei tessuti conservati si è rivelato essere una femmina, morta probabilmente all'età di 16 anni, circa 68 milioni di anni fa. Una parte è risultata essere un tessuto midollare specializzato, che si trova solo negli uccelli femmine durante l'ovulazione e serve a fornire calcio per la formazione dei gusci delle uova.[53]

Al momento non ci sono quindi prove certe che indichino l'esistenza di un dimorfismo legato al sesso degli individui. Considerata la vasta diffusione territoriale della specie, è possibile che le differenze di dimensione siano da attribuire a variabilità delle condizioni ambientali (temperature locali, maggiore o minore disponibilità di cibo, ecc.). Un'altra possibilità è semplicemente che gli esemplari più grandi fossero anche i più anziani.[31]

Postura

I ritratti moderni nei musei, nell'arte e nel cinema mostrano *T. rex* con un corpo parallelo al suolo, con la coda estesa dietro il corpo per bilanciare la testa.[54]



Ricostruzione obsoleta da parte di Charles R. Knight, mostrante la postura "tripode"

Vecchie ricostruzioni, durate fino agli anni ottanta, mostrano l'animale come una sorta di “tripode vivente”, quasi eretto sulle zampe posteriori e con la coda che funge da terzo punto d'appoggio, strisciata a terra. Questo tipo di ricostruzione, che per certi versi si può considerare “antropomorfizzata” si deve indirettamente a Joseph Leidy, che così aveva riassemblato nel 1865 il suo *Hadrosaurus foulkii* (che fu il primo dinosauro ad essere descritto come un bipede).[55] Convinto che *T. rex* assumesse una postura simile, Henry Fairfield Osborn rafforzò questa concezione sposando la teoria e presentando, nel 1915, il primo scheletro di tirannosauro completo, montato in questa maniera al Museo di Storia Naturale di New York.[56]

Dagli anni settanta in poi, tuttavia, si è capito che questa postura è assolutamente irrealistica, perché avrebbe causato l'indebolimento e la slogatura di numerose articolazioni (tra cui le più importanti ad essere interessate sarebbero state il collo e il bacino).[57] Le precedenti ricostruzioni, che erano diventate molto popolari e avevano ispirato numerosi film e riproduzioni, vennero così sostituite da quelle più moderne che rappresentano la postura del *Tyrannosaurus rex* con il corpo pressoché parallelo al suolo e la coda estesa in modo da bilanciare il peso della testa.[54]

Arti anteriori


Le braccia potrebbero essere state utili al Tirannosauro nell'alzarsi, come mostrato in questo esemplare (BUCKY)

Quando il primo scheletro di *Tyrannosaurus rex* fu ritrovato, l'omero era l'unico elemento noto degli arti anteriori.[58] Osborn nel 1915 aveva ricostruito il tirannosauro prelevando gli arti da un allosauro (più lunghi e dotati di tre dita).[59]

Nel 1914 però, Lawrence Lambe aveva proposto che fosse più appropriato dotarlo di appendici simili a quelle di *Gorgosaurus*, data la maggiore affinità delle due specie.[60] Quale fosse il loro aspetto reale è stato un mistero fino al 1989. In quell'anno venne scoperto il cosiddetto "Wankel rex" (esemplare MOR 555) completo degli arti anteriori e si è avuta la certezza del loro aspetto, confermando l'ipotesi di Lambe.[61][62][63]


Arti anteriori osservabili nella copia dello scheletro di *T. rex* esposto nel Museo di Scienze Naturali di Milano

L'esame scheletrico dell'apparato brachiale[64] suggerisce che questi arti non possano essere considerati semplicemente vestigiali, a differenza di quanto ipotizzato da Paul nel 1988. Le ossa presentano ampie aree per l'attacco di robusti muscoli.

Rimane aperto il dibattito su quale potesse essere la funzione degli arti. Alcuni paleontologi hanno proposto che l'animale se ne servisse per portare alla bocca pezzi di carne. L'ipotesi, per quanto affascinante, è probabilmente da scartare. La giuntura del gomito e della spalla consente movimenti in un arco di non più di 40/45º, insufficienti allo scopo. È invece possibile che usasse gli arti per tenere fermo il partner durante la copula[65], o per trattenere fermamente e limitare i movimenti delle prede.[64] Un'altra ipotesi, più recente è che avessero la funzione di aiutare l'animale a rialzarsi, poggiando i palmi sul terreno e facendo pressione, dandogli così una "piccola spinta", sufficiente a far rialzare il dinosauro.[57].

Tassonomia

Tyrannosaurus è il genere tipo della superfamiglia Tyrannosauroidea, la famiglia Tyrannosauridae, e la sottofamiglia Tyrannosaurinae; in breve, rappresenta lo standard per cui i paleontologi decidono di includere altre specie al gruppo. Altri membri della sottofamiglia tyrannosaurine includono il *Daspletosaurus* nordamericano e il *Tarbosaurus* asiatico,[66][67] entrambi occasionalmente sinonimizzati con *Tyrannosaurus*.[54] In passato, i tirannosauridi furono ritenuti essere i discendenti di teropodi giganti più antichi, come i megalosauroidi o i carnosauri, ma ricerche più recenti indicano che derivano dai coelurosauri.[68]

Nel 1955, il paleontologo sovietico Evgeny Maleev nominò una nuova specie scoperta in Mongolia; *Tyrannosaurus bataar*.[69] Nel 1965, questa specie fu rinominata *Tarbosaurus bataar*.[70] Malgrado ciò, molte analisi filogenetiche dimostrano che *Tarbosaurus bataar* è il taxon più imparentato con *T. rex*,[67] ed è stato spesso considerato una specie asiatica dell'ultimo.[68][71][72] Studi recenti sul cranio di *Tarbosaurus bataar* hanno mostrato che era molto più snello di quello di *T. rex*, e che la distribuzione della forza mandibolare durante un morso sarebbe assomigliata più a quella mostrata da *Alioramus*, un altro tirannosauro asiatico.[73] Un' ulteriore analisi cladistica suggerì che fu proprio *Alioramus*, e non *T. rex*, a essere il taxon più imparentato con *Tarbosaurus*, così giustificando la loro separazione.[66]

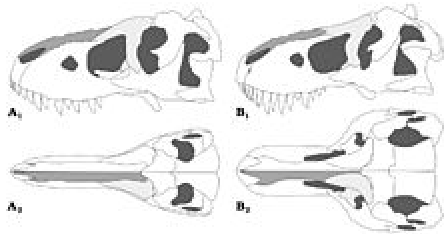


Diagramma mostrante le differenze craniche tra *Tarbosaurus* (A) e *Tyrannosaurus* (B)

Altri tirannosauridi scoperti nelle stesse formazioni di *T. rex* furono prima classificati come taxa separate, inclusi *Aublysodon* e *Albertosaurus megagracilis*,[54] l'ultimo essendo stato rinominato *Dinotyrannus megagracilis* nel 1995.[74] Attualmente, questi fossili sono universalmente considerati essere appartenenti a giovani *T. rex*.[75] Un teschio piccolo ma quasi completo scoperto in Montana che misura 60 cm potrebbe essere un'eccezione. Questo teschio fu in origine classificato nel 1946 come un *Gorgosaurus*,[76] ma fu dopo riferito a un nuovo genere, *Nanotyrannus*.[77] Le opinioni sono divise sulla validità di *Nanotyrannus*; molti paleontologi lo considerano un giovane *T. rex*.[78] Ciononostante, i due generi mostrano piccole differenze, come il numero di denti più elevati in *Nanotyrannus*, conducendo così certi scienziati a raccomandare la continuata separazione dei due fino a che ulteriori scoperte non chiariscano la situazione.[67][79]

Questo cladogramma è basato sull'analisi filogenetica condotta da Loewen *et al.* nel 2013.[80]

- Tyrannosauridae
  - Albertosaurinae
    - *Gorgosaurus libratus*
    - *Albertosaurus sarcophagus*
  - Tyrannosaurinae
    - Tirannosauride della formazione Dinosaur Park
    -
      - *Daspletosaurus torosus*
      -
        - Tirannosauride della formazione Two Medicine
        -
          - *Teratophoneus curriei*
          -
            - *Bistahieversor sealeyi*
            -
              - *Lythronax argestes*
              -
                - ***Tyrannosaurus rex***
                -
                  - *Tarbosaurus bataar*
                  - *Zhuchengtyrannus magnus*

Sinonimi

Sono stati riportati i seguenti sinonimi:

- *Albertosaurus megagracilis* Paul, 1988
- *Aublysodon molnari* Paul, 1988
- *Aublysodon molnaris* Paul, 1988
- *Dinotyrannus megagracilis* Paul, 1988
- *Dynamosaurus imperiosus* Osborn, 1905
- *Manospondylus gigas* Cope, 1892
- *Nanotyrannus lancensis* Gilmore, 1946
- *Stygivenator molnari* Paul, 1988
- *Tyrannosaurus imperiosus* Osborn, 1905[81]


Olotipo di *Nanotyrannus*, che potrebbe infatti rappresentare un esemplare di *Tyrannosaurus* giovane

Paleobiologia

Origine asiatica

L'origine evolutiva del *Tyrannosaurus* è piuttosto intricata e non del tutto chiara. Nel 2016, un team di studiosi guidati dal paleontologo Steve Brusatte dell'Università di Edimburgo, in Scozia, ha avanzato l'ipotesi che il *Tyrannosaurus* avesse origini asiatiche.[82] Secondo le teorie dei paleontologi scozzesi, gli antenati dei tyrannosauridi, e di tutti gli altri dinosauri teropodi, erano già presenti sul supercontinente Pangea, circa 200 milioni di anni fa quando il continente si separò dando origine ai continenti i vari dinosauri si adattarono ai loro rispettivi habitat. Questo spiega anche perché i tyrannosauridi nativi del Nord America, come gli albertosaurini abbiano una costituzione diversa da quelle di altri tyrannosauridi più evoluti. Ma circa 70 milioni di anni fa, Asia e Nord America si avvicinarono formando un ponte di terra che univa i due continenti, permettendo ad animali asiatici di "trasferirsi" in Nord America. Ci sono prove che il *Tyrannosaurus* avesse origini asiatiche, difatti è strettamente imparentato con tyrannosauridi asiatici quali *Tarbosaurus* e *Zhuchengtyrannus*. L'arrivo del *Tyrannosaurus* in Nord America, circa 67 milioni di anni fa, coincide, inoltre, con la graduale estinzione dei tyrannosauridi nativi americani come *Albertosaurus* e *Gorgosaurus*. Si pensa che il *Tyrannosaurus* abbia avuto un ruolo rilevante nella loro estinzione, spodestando i vecchi predatori e salendo in cima alla catena alimentare, come una vera e propria specie invasiva o aliena.[82]

Sviluppo

L'identificazione di certi esemplari come *T. rex* giovani ha permesso agli scienziati di documentare i cambiamenti ontogenetici della specie, stimare la durata della vita, e determinare il tasso di crescita. Si stima che l'esemplare più piccolo conosciuto (LACM 28471) avesse una massa corporea in vita di soli 30 chili, mentre è probabile che il più grande (FMNH PR2081 "Sue") pesasse 5400 chili. Analisi istologiche sulle ossa dell'esemplare LACM 28471 mostrano che morì all'età di due anni, mentre quelle su di "Sue" mostrano che morì all'età di 28 anni, probabilmente vicino alla vita massima per la specie.[83]

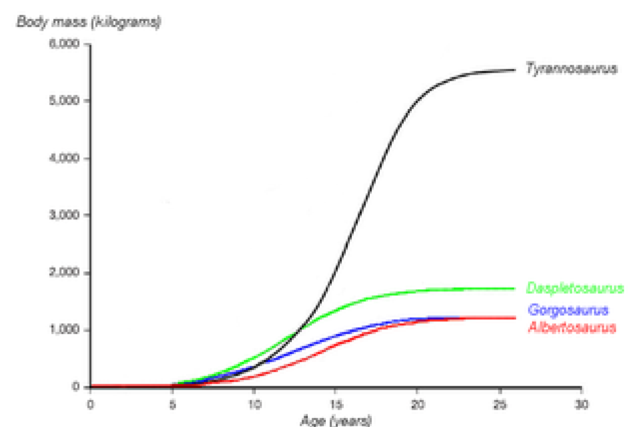


Diagramma mostrante la curva di crescita teorica di vari tirannosauri (massa corporea *versus* età), con *T. rex* in nero. Basato su Erickson et al. 2004.

Ulteriori studi istologici mostrano che gli esemplari giovani pesassero meno di 1800 chili fino all'età di 14 anni, quando la massa corporea incrementava


"Jane", un esemplare di 11 anni con un adulto alle sue spalle, Burpee Museum of Natural History

considerevolmente. Durante questa rapida fase di crescita, un giovane *T. rex* avrebbe aumentato il proprio peso corporeo di 600 chili all'anno per i successivi quattro anni, rallentando all'età di 18 anni.[4][84] Un ulteriore studio corroborò l'ultimo, ma scoprì che il tasso di crescita fu più veloce, scoprendo che fosse infatti 1800 chili all'anno. Ciò indicò che il tasso di crescita di *T. rex* era tipico d'animali della sua taglia.[2] Il rallentamento del tasso di crescita dopo l'età di 18 anni potrebbe indicare la maturità fisica, un'ipotesi sostenuta dalla scoperta del midollo fossilizzato nel femore d'un esemplare di 16-20 anni scoperto in Montana (MOR 1125, soprannominato "B. rex"). Il tessuto midollare si trova solo negli uccelli femmina durante l'ovulazione, indicando così che l'esemplare era sessualmente maturo.[85] Ulteriori studi indicano che questo esemplare morì all'età di 18 anni.[86] Gli altri tirannosauridi mostrano cambiamenti simili, ma a livelli inferiori.[87]


Ricostruzione museale di embrione di *Tyrannosaurus rex*

Più del 50% degli esemplari di *T. rex* scoperti sembrano essere morti entro sei anni dopo aver raggiunto la maturità sessuale, un modello che si vede in altri tirannosauri e in certi uccelli e mammiferi di taglia grande moderni. Queste specie sono caratterizzate da tassi di mortalità infantile elevati, con un decremento di mortalità negli adolescenti. La mortalità si eleva di nuovo dopo la maturità sessuale, parzialmente dovuta alla concorrenza per la riproduzione. Uno studio suggerisce che la rarità dei fossili di esemplari giovani di *T. rex* possa essere dovuta a tassi di mortalità infantili bassi; animali di quell'età, non morendo in grandi numeri, non si fossilizzavano. Questa rarità però può anche essere dovuta a una documentazione di fossili incompleta o alla predilezione dei collezionisti di fossili a scartare esemplari piccoli a favore di quelli più spettacolari.[87] In una conferenza del 2013, Thomas Holtz Jr. suggerì che i dinosauri vivessero velocemente e morissero precocemente a causa della loro rapidità riproduttiva, diversamente dai mammiferi il cui arco vitale ha una maggiore estensione perché prendono più tempo per riprodursi.[88] Anche Gregory S. Paul scrisse che il *Tyrannosaurus* si riproduceva rapidamente e moriva precocemente, ma attribuì il loro breve arco vitale alla vita pericolosa che conducevano.[89]

Tessuto molle

Nel 2005, fu annunciato nell'edicola di marzo del giornale *Science* che del tessuto molle era stato recuperato nella cavità midollare d'un femore di *T. rex* da parte del North Carolina State University.[90] Nominato "Museum of the Rockies specimen 1125" (MOR 1125), l'esemplare fu scoperto presso la formazione Hell Creek, e conteneva sia vasi sanguigni flessibili biforcuti che il tessuto della matrice ossea. Entrambi contenevano microstrutture simili a cellule. Attualmente, non ci sono spiegazioni concrete per la conservazione di questo materiale.[91] Se di seguito si scopre che le microstrutture appartengono definitivamente all'esemplare in questione, le proteine superstiti potrebbero essere utilizzate per ipotizzare indirettamente il contenuto del dinosauro in questione, siccome ogni proteina è tipicamente prodotta da un gene specifico. Dopo questa scoperta, sono stati scoperti materiali simili a tessuti in due *T. rex* e un adrosauro.[90] Ricerche su alcuni di questi tessuti indicano che gli uccelli sono i parenti più stretti del *T. rex*, rispetto a qualsiasi altro organismo moderno.[92] Studi pubblicati in *Science* nel 2007 evidenziarono che tracce di collagene trovate nelle ossa di *T. rex* mostrano somiglianze con quelle di polli, rane e tritoni.[93] Studi ulteriori nel 2008 su tessuti molli di *T. rex* confermarono la sua parentela con gli uccelli moderni.[94]

Il presunto tessuto molle fu messo in dubbio nel 2008 da ricercatori dell'University of Washington, che sostennero che il contenuto del femore dell'esemplare di *T. rex* consistesse in un biofilm prodotto da batteri infiltrati in cavità una volta occupate da cellule.[95] Scoprirono che le strutture inizialmente identificate come

frammenti di cellule (a causa della presenza di ferro) erano invece dei framboidi (sfere minerali che contengono ferro). Sfere simili sono state scoperte in altri fossili di vari periodi, inclusi in un'ammonite. Nell'ammonite infatti, le sfere furono trovate in luoghi dove il ferro che contenevano non poteva avere alcuna correlazione con la presenza di sangue.[96] Tali affermazioni furono contestate per il fatto che non ci sono prove documentate di biofilm che produca tubi cavi e biforcuti come quelli trovati nell'esemplare di *T. rex*.[97]



Femore di *T. rex* (MOR 1125), da cui si sono ottenuti matrici e peptidi demineralizzati.

Nel 2016, un team di paleontologi dell'Università della Carolina del Nord hanno pubblicato la scoperta di un esemplare di *Tyrannosaurus*, risalente a 68 milioni di anni fa, che sarebbe morta mentre questa era incinta.[98] I ricercatori, coordinati dalla paleontologa Mary Schweitzer, con una ricerca hanno individuato nel suo femore un tessuto molto particolare che si chiama osso midollare, che si trova anche nelle femmine degli uccelli soltanto durante il periodo della deposizione delle uova. Questo tessuto serve a fornire calcio per la formazione dei gusci delle uova. E, in teoria, i resti di questo esemplare potrebbero contenere DNA.[98]

Termoregolazione

Il metodo di termoregolazione del *T. rex* non è chiaro. Come molti dinosauri, fu prima ritenuto d'avere un metabolismo ectotermico tipico dei rettili a sangue freddo. Questo ragionamento fu contestato negli anni sessanta, durante il cosiddetto "rinascimento dei dinosauri".[99][100] Fu infatti proposto che *T. rex* fosse endotermico, indicando così uno stile di vita molto attivo.[20] In seguito, vari paleontologi hanno congetturato sull'attitudine del *T. rex* di regolare la propria temperatura corporea. Evidenze istologiche d'un elevato tasso di crescita negli esemplari giovani di *T. rex* potrebbero sostenere l'ipotesi d'un metabolismo elevato. Come in mammiferi e uccelli, lo sviluppo del *T. rex* si determinava principalmente all'interno dello stadio giovanile, in contrasto ad uno sviluppo più esteso lungo l'arco vitale, osservato nella maggior parte degli altri vertebrati.[84]

Le proporzioni degli isotopi d'ossigeno nelle ossa fossilizzati sono spesso usate per determinare le temperature in cui le ossa furono deposte. In un esemplare, le proporzioni degli isotopi nelle ossa da parti diverse del corpo indicano una differenza di temperatura non più elevata di 4-5 °C tra le vertebre del torace e la tibia. Ciò condusse alla conclusione che *T. rex* fosse infatti omeotermico, avendo un metabolismo intermediato tra quello dei rettili ectotermici e i mammiferi endotermici.[101] Certi scienziati hanno notato che le proporzioni degli isotopi d'ossigeno nei fossili potrebbero essere state alterate durante o dopo la fossilizzazione.[102] Ciononostante, risultati simili sono stati scoperti nel teropode sudamericano più antico, il *Giganotosaurus*.[103] Infatti, anche i dinosauri ornitischi mostrano prove d'omeotermia, mentre tali prove sono assenti nei fossili di varani scoperti nelle stesse formazioni.[104] Anche se *T. rex* mostrava prove d'omeotermia, ciò non significa necessariamente che l'animale fosse endotermico. La sua termoregolazione potrebbe essere spiegata anche dalla gigantotermia, come dimostrato dalle tartarughe marine.[105][106]

Nel luglio 2019, uno studio pubblicato sulla rivista *The Anatomical Record* dai ricercatori delle università di Ohio, Florida e Missouri ha ipotizzato che la funzione delle fosse fronto-parietali presenti nella parte alta della scatola cranica del *T. rex*, considerati finora i punti di ancoraggio dei muscoli della mascella, sarebbe stata in realtà quella di favorire gli scambi di calore tra i vasi sanguigni e l'ambiente esterno, scaldando o raffreddando la testa dell'animale in base alla temperatura circostante proprio come accade negli odierni coccodrilli.[107]

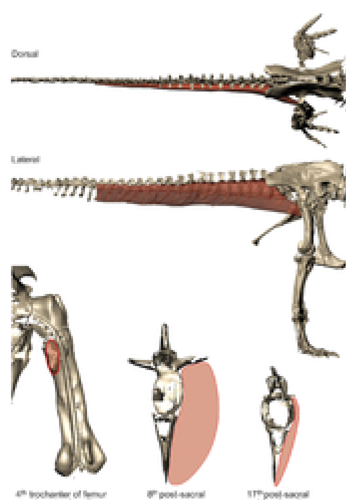
Locomozione

Ci sono due questioni principali riguardo alle abilità locomotorie di *T. rex*: la sua abilità di girarsi e quale fosse la sua velocità massima in una corsa dritta. Entrambi sono argomenti importanti nel dibattito che si pone come questione se l'animale fosse un predatore attivo o un necrofago.

Può darsi che *T. rex* fosse lento nel girarsi, impiegando probabilmente 1-2 secondi per girare solo di 45°, un grado che un umano può girare in una frazione di secondo.[109] La causa della sua difficoltà a girarsi velocemente è collegata al momento di inerzia, siccome la maggior parte della massa di *T. rex* era lontano dal suo centro di gravità, come un umano che porta un tronco. Avrebbe potuto però parzialmente rimediare inarcando la schiena e la coda, e piegando il collo e le braccia presso il corpo, come fanno i pattinatori per girare più velocemente.[110]



Piede di *T. rex* (sinistra) mostrante la forma 'chiave di volta' del terzo metatarso in confronto a quello del teropode più antico *Allosaurus*. Ciò gli avrebbe dato più stabilità nella corsa.[108]



Ricostruzione dei muscoli caudofemorali

Gli scienziati hanno prodotto un certo numero di stime sulla sua velocità massima; la maggior parte concordano a circa 11 metri al secondo, ma alcuni ipotizzano una velocità ancora più elevata di 20 metri al secondo. Queste ambiguità sono dovute al fatto che, malgrado la presenza di impronte di teropodi che camminano, non si sono ancora trovate impronte di teropodi giganti che corrono.[111] Gli scienziati che ritengono che *T. rex* fosse un abile corridore puntano al fatto che *T. rex* avesse le ossa cave (alleggerendo così l'animale) e che altri animali come gli struzzi e i cavalli possono correre velocemente con passi lenti ma lunghi. Inoltre, certi esperti ritengono che *T. rex* avesse proporzionalmente i muscoli delle gambe più grandi di qualsiasi altro animale moderno, permettendogli così di correre a 40-70 chilometri all'ora.[112]

Nel 1993, Jack Horner e Don Lessem dichiararono che *T. rex* fosse lento, e che probabilmente fosse incapace di correre, siccome le proporzioni del femore e la tibia sono simili a quelli negli elefanti.[61] Nel 1998 però, Holtz notò che gli arti posteriori dei tirannosauridi avevano componenti prossimali e distali (lo stinco, i piedi e le dita) relativamente più lunghe in proporzione al femore degli altri teropodi, e che i loro metatarsi erano molto più compatti, conducendo così alla conclusione che i tirannosauridi fossero i teropodi giganti più veloci.[113] Thomas Holtz Jr. appoggiò questa ipotesi, affermando che i tirannosauridi avevano piedi proporzionalmente più lunghi di quelli degli allosauridi giganti, un tratto che indica velocità superiore.[88]

Uno studio condotto nel 2003 da Eric Snively e Anthony P. Russel condusse alla scoperta che il terzo metatarso dei tirannosauridi e i suoi legamenti elastici avrebbero funzionato come un 'modello tensile a chiave di volta' per rinforzare i piedi durante la corsa, conferendo così all'animale una stabilità e una velocità potenziale superiore a quella degli altri teropodi.[108]

Uno studio del 1998 stimò che le ossa delle gambe di *T. rex* non avevano la robustezza di quelli degli elefanti, che sono animali relativamente lenti e incapaci di correre. Fu proposto in base a questa scoperta che la velocità massima di *T. rex* sarebbe stata 11 metri al secondo, simile a quella d'uno scattista, ma tali stime dipendono da tante supposizioni dubbiose.[114]

Nel 1995, Farlow e i suoi colleghi sostenerono che un esemplare di *T. rex* pesante circa 6-8 tonnellate sarebbe rimasto gravemente ferito, o persino ucciso, se fosse caduto durante una corsa, siccome il suo torace avrebbe colpito il suolo a una velocità di 60 metri/s, e gli arti anteriori minuscoli non avrebbero potuto attutire

l'impatto.[22] Animali come le giraffe però riescono a mettersi al galoppo a 50 chilometri all'ora, malgrado il rischio di cadere,[115][116] perciò è possibile che *T. rex* si spostasse velocemente se necessario.[117][118]

Gregory S. Paul, scrivendo nel 2000 per la rivista *Gaia*, propose che le ginocchia flesse e i piedi digitigradi d'un *T. rex* adulto fossero meglio adatti per la corsa di quelli degli elefanti e gli umani, notando che *T. rex* aveva un ilio enorme e una cresta cnemiale che avrebbe sostenuto muscoli robusti necessari per la corsa. Inoltre, propose che, malgrado i rischi di ferimento durante la corsa a causa della densità delle ossa, tale adattamento valeva la pena per resistere alle ferite subite durante i combattimenti.[119]

Le ricerche più recenti non appoggiano velocità superiori 40 chilometri orari. Modelli matematici sulla massa muscolare necessaria per superare i 40 chilometri orari dimostrarono che tali velocità fossero irrealizzabili in *T. rex*, siccome i muscoli delle gambe avrebbero dovuto costituire il 40-86% della massa corporea dell'animale.[111][112] Un altro studio svolto utilizzando i modelli a computer, basandosi su dati presi direttamente dai fossili, stimò che la velocità massima di *T. rex* fosse di 8 metri al secondo, quindi leggermente più veloce d'un giocatore di calcio, ma più lento d'uno scattista.[120][121][122]

Nel 2010, fu proposto che la velocità di *T. rex* sarebbe stata aumentata grazie a muscoli caudali (della coda) robusti.[123] Fu infatti notato che le code dei teropodi avessero una distribuzione muscolare diverso da quella degli uccelli moderni e i mammiferi, ma simile a quelli di rettili moderni.[124] Fu concluso che i muscoli caudofemorali avrebbero collegato le ossa della coda con quelle del femore, così assistendo alla retrazione della gamba durante la corsa.[123] Fu anche notato che gli scheletri dei teropodi in generale avessero degli adattamenti (come processi trasversi elevate nella coda) che permettevano la crescita di muscoli caudali grandi, e che la massa muscolare della coda di *T. rex* fosse stata sottostimata da circa 25-45%. Fu infatti scoperto che il muscolo caudofemorale occupava il 58% della massa muscolare della coda di *T. rex*. Questo avrebbe migliorato l'equilibrio e l'agilità del predatore.[123][124]

Gli studiosi che ritengono che *T. rex* non fosse capace di correre propongono che la sua velocità massima fosse 30 chilometri orari. Questo però è pur sempre superiore alla velocità massima delle sue prede come gli adrosauridi e i ceratopsidi.[112] Inoltre, i proponenti dell'ipotesi che *T. rex* fosse un predatore attivo notano che l'abilità di correre non fosse importante nell'animale, siccome le sue prede erano comunque più lente.[125] Thomas Holtz infatti notò che il piede di *T. rex* era relativamente più lungo di quelli degli animali che cacciava.[88] Certi esperti però hanno notato che i ceratopsidi più avanzati avevano le arti anteriori verticali, e che fossero almeno veloci come i rinoceronti.[126] Di conseguenza è plausibile che *T. rex* fosse solo normalmente lento, ma che in caso di necessità, ad esempio durante la caccia di animali particolarmente veloci come gli adrosauri, potesse rivelarsi un predatore notevolmente veloce e scattante.

Cervello e abilità sensorie

Uno studio condotto da scienziati dell'Ohio University rivelò che *T. rex* possedeva le abilità sensorie avanzate degli altri coelurosauri, come ad esempio un olfatto elevato, un coordinamento testa/occhi rapido, e persino un'abilità di percezione di suoni a bassa frequenza che gli avrebbe permesso di seguire gli spostamenti delle prede da lunghe distanze.[127] Un ulteriore studio nell'Università di Oregon concluse che l'animale avesse una vista acuta, liquidando così in maniera definitiva l'errata credenza popolare che la sua vista fosse basata solo sul movimento (ossia che vedesse solo le cose che si muovono). Attraverso un'applicazione di perimetria modificata sulle ricostruzioni facciali di vari dinosauri, incluso *T. rex*, lo studio rivelò che aveva un tasso binoculare di 55 gradi, sorpassando quello degli astori, e superando quello umano ben 13 volte, così per estensione superando persino quello delle aquile, che hanno una vista 3,6 volte più acuta di quella umana. Ciò avrebbe permesso al *T. rex* di discernere gli oggetti lontani sei chilometri, una capacità superiore ai 1,6 chilometri visibili a un umano.[34][35][128][129]

Thomas Holtz Jr. ipotizzò che la vista acuta di *T. rex* fosse un adattamento alle prede che cacciava, tra di esse i ceratopsidi (forniti di corna formidabili), dinosauri corazzati come *Ankylosaurus*, e gli adrosauri, che potrebbero aver avuto comportamenti sociali complessi. Tali caratteristiche nelle prede avrebbe reso la necessità di infliggere ferite precise senza rischio di danneggiarsi, un dettaglio più cruciale che nei teropodi allosauridi, che avevano una percezione di profondità inferiore, e che cacciavano soprattutto i sauropodi, prede più grosse ma molto meno intelligenti.[88]



Cranio di *T. rex* (sinistra) in confronto a quello di *Allosaurus*. Nel primo, le orbite erano posizionate avanti, fornendo così a *T. rex* un'ottima vista binoculare.



Calco endocranico

T. rex è notevolmente evoluto per la grandezza dei suoi bulbi olfattivi e i suoi nervi olfattivi, entrambi responsabili di un olfatto acuto. Ciò indica che *T. rex* potesse fiutare le carcasse da molto lontano. Il suo olfatto infatti potrebbe corrispondere con quello degli avvoltoi (se non essere superiore).[130]. In tal senso, una ricerca condotta nel 2019 dal biogolo Graham M. Hughes e dal paleontologo John A. Finarelli dell'università di Dublino la paragona a quella dei moderni gatti domestici[131]. Secondo gli studiosi il rettile aveva tra i 620 e i 645 geni dedicati alla codificazione dei recettori olfattivi: quantità leggermente inferiore a quella presente oggi nei polli e nei gatti domestici[132]. Tra i teropodi, *T. rex* era fornito d'una coclea relativamente lunga, indicando quindi che l'udito era un senso importante per i tirannosauridi.[127]

Uno studio condotto sul quoziente di encefalizzazione (QE) dei rettili, degli uccelli e i teropodi preistorici concluse che *T. rex* avesse il cervello proporzionalmente più grande di qualsiasi altro dinosauro non-aviano, tranne certi piccoli maniraptoriformi come *Bambiraptor*, *Troodon* e *Ornithomimus*. Lo studio però dimostrò anche che la taglia del cervello di *T. rex* fosse entro quella dei rettili moderni, in particolare gli alligatori.[133] La taglia del cervello però non basta a determinare l'intelligenza di un animale. A dimostrazione di ciò, gli studi condotti dagli scienziati della Duke University, capitanati da Erich Jarvis, hanno analizzato 6 aree del cervello e constatato che questo dinosauro aveva evoluto comportamenti complessi quali l'elaborazione di informazioni visive e di apprendimento e la capacità di comunicare, emettendo suoni e vocalizzazioni.[134] *T. rex* risulta essere quindi il teropode gigante più intelligente, capace non solo di attuare strategie di caccia e combattimento nonché operazioni di rudimentale risoluzione di problemi e possibile uso di oggetti come strumenti, ma anche di comunicare coi suoi simili e probabilmente anche di vivere e cacciare in branco (anche se questa teoria è ancora fortemente dibattuta), avendo le capacità intellettive e sensoriali più avanzate di quelle di molti teropodi simili come Giganotosaurus e Spinosaurus.

Alimentazione

Degli studi condotti nel 2012 indicano che la forza del morso di *T. rex* potrebbe essere stata la più forte di qualsiasi altro animale terrestre mai vissuto. I calcoli suggerirono che la bocca di un *T. rex* adulto potesse generare una forza di 35.000-57.000 newton nei denti posteriori. Tale pressione è tre volte la forza generata dallo squalo bianco, 15 volte quella del leone, 3½ quella del coccodrillo marino, 77 quella d'un umano, e circa sette volte quella stimata per *Allosaurus*.[135][136][137] Nel 2003 però, stime più alte furono indicate in uno studio dell'Università di Tampa, con una stima di circa 183000-235000 newton (18.3-23.5 tonnellate metriche), una forza equivalente a quella generata dagli esemplari più grandi di megalodon.[11][12]

Il dibattito sulla questione se *T. rex* fosse un predatore attivo o un puro necrofago è vecchio quanto quello sulla sua locomozione. Nel 1917, Lawrence Lambe descrisse un esemplare dell'imparentato *Gorgosaurus*, concludendo che esso (e *T. rex* per estensione) fosse un necrofago sulla base dei suoi denti, che non

mostravano alcun segno d'usura.[138] Questa posizione però non è più considerata valida, visto che i teropodi rimpiazzavano rapidamente i denti danneggiati. Sin dalla sua scoperta, la maggior parte degli scienziati hanno concluso che *T. rex* fosse un predatore, ma che si cibava di carogne se l'opportunità si presentava.[139]

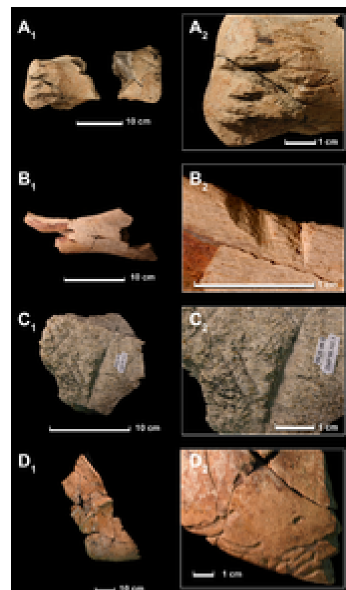


Ricostruzione obsoleta di Charles R. Knight di un incontro tra Tyrannosaurus e Triceratops

Il paleontologo Jack Horner è stato uno dei sostenitori dell'idea che *T. rex* fosse esclusivamente un necrofago[61][62][63] e, pur non avendo mai pubblicato questa ipotesi nella letteratura scientifica, la utilizza per educare il pubblico sui pericoli nel fare supposizioni senza prove.[140] In ogni caso, Horner presentò vari fattori nella letteratura popolare a sostegno dell'ipotesi che l'animale fosse necrofago:



Tyrannosaurus rex nell'atto d'attaccare un *Triceratops*



Segni dei denti di *Tyrannosaurus* sulle ossa di vari erbivori

- Siccome *T. rex* aveva le braccia corte in confronto a quelle degli altri predatori, Horner ha sostenuto che erano incapaci d'immobilizzare le prede.[141]
- *T. rex* aveva i bulbi olfattivi e nervi olfattivi relativamente grandi, indicando quindi un olfatto ben sviluppato, ideale per rintracciare le carogne, come fanno oggi gli avvoltoi.[130] Gli scienziati che si oppongono all'ipotesi della necrofagia in *T. rex* notano che gli avvoltoi possono permettersi di essere puramente necrofagi, siccome l'abilità di volare gli dà un vantaggio di vista sopra *T. rex*, e la loro capacità di planare nell'aria gli permette di consumare pochissima energia nella ricerca di cibo.[142] Ricerche condotte in Glasgow però indicano che un ecosistema produttivo come il Serengeti potrebbe fornire un numero di carcasse sufficienti per sostenere un grande teropode, benché l'animale in questione avrebbe dovuto essere ectotermico per compensare il numero di calorie bruciate nella ricerca di cibo.[143]
- I denti di *T. rex* potevano frantumare le ossa, permettendogli così di estrarre il midollo. Dei coproliti attribuibili a *T. rex* dimostrano la presenza di ossa digerite, ma gli esperti notano che i suoi denti non erano adattati a consumare le ossa sistematicamente come le iene.[144]
- Siccome alcune delle prede potenziali di *T. rex* erano creature agili, le presunte prove che *T. rex* non potesse correre potrebbero indicare che fosse un necrofago.[62][145] D'altra parte, delle analisi recenti suggeriscono che *T. rex*, malgrado fosse stato più lento dei predatori moderni, poteva essere stato sufficientemente veloce per cacciare gli adrosauri e i ceratopsidi.[112][125]

Ci sono prove che suggeriscono un comportamento da predatore da parte di *T. rex*. Le sue orbite sono posizionate in tal modo che gli occhi puntavano in avanti, fornendo così all'animale una visione binoculare leggermente superiore a quella d'un falco. Horner stesso notò che la stirpe dei tirannosauri era caratterizzata da un progressivo sviluppo della visione binoculare. Non sarebbe altrimenti chiaro perché la selezione naturale avrebbe favorito lo sviluppo della visione binoculare nei tirannosauri se fossero stati necrofagi dedicati.[34][35] Negli animali moderni infatti, la visione binoculare si trova soprattutto nei predatori.

Uno scheletro di Edmontosaurus annectens trovato in Montana mostra delle ferite guarite sulla coda, che potrebbero essere dovute a un morso di *T. rex*. Siccome la ferita guarì, ciò indica che l'animale fu attaccato da vivo.[146] Ci sono anche prove d'uno scontro tra un *T. rex* e un *Triceratops*; un esemplare di quest'ultimo mostra segni d'un morso su un corno e sul "collare" osseo. Il corno ferito infatti mostra segni di guarigione, quindi è probabile che il *Triceratops* sia sopravvissuto allo scontro.[147]



La ferita presente sulla vertebra caudale di questo *Edmontosaurus annectens* potrebbe essere dovuta a un morso di *T. rex*

Nella sua esaminazione dell'esemplare SUE, il paleontologo Peter Larson trovò segni di rottura nella fibula e nelle vertebre caudali, cicatrici sulle ossa facciali, e un dente d'un altro *T. rex* conficcato in una delle vertebre del collo. Ciò potrebbe costituire una prova di aggressione tra i tirannosauri, ma non è chiaro se si trattasse d'un combattimento territoriale o un tentato cannibalismo.[148] Ulteriori studi però rivelarono che a volte le "ferite" si trattavano d'infezioni o casi di rottura dopo la morte.[62]

Certi esperti propongono che se *T. rex* fosse veramente un necrofago obbligato, allora un altro dinosauro avrebbe dovuto svolgere il ruolo di predatore alfa nell'ecosistema. Le prede principali includevano i marginocefali più grandi e gli ornitopodi. Siccome gli altri tirannosauri contemporanei condividevano tante caratteristiche con *T. rex*, gli unici candidati rimasti per il ruolo di predatori alfa erano i piccoli dromaeosauri e i troodontidi. In questo caso, i proponenti dell'ipotesi necrofaga hanno suggerito che *T. rex* usasse la sua taglia superiore per rubare le prede dei predatori più piccoli,[145] ma avrebbe avuto difficoltà nel trovare carcasse sufficienti, siccome era superato in numero da teropodi più piccoli.[149] La maggior parte dei paleontologi accettano che, come la maggior parte dei predatori, si cibasse sia di carogne che di prede vive.

Come gli altri teropodi, *T. rex* si nutriva delle carcasse in modo simile ai coccodrilli, afferrando una parte della carcassa e scuotendo la testa lateralmente per strapparla. La testa era meno manovrabile di quella degli allosauroidi, siccome le articolazioni delle vertebre cervicali erano piatte.[150]

Cannibalismo

Nel 2010, i paleontologi Currie, Horner, Erickson e Longrich produssero uno studio che mostrava prove di cannibalismo probabile in *T. rex*. Studiarono esemplari di *T. rex* con segni di denti sulle ossa attribuibili a altri tirannosauri. Tali segni furono identificati sull'omero e i metatarsali. I ricercatori proposero che queste ferite indicavano un caso di necrofagia invece d'un combattimento, siccome sarebbe stato difficile mordere i piedi durante uno scontro. Visto che in vita i piedi non portavano tanta carne, è probabile che gli esemplari fossero già stati quasi totalmente denudati di carne quando furono consumati.[151]

Comportamenti sociali

Philip J. Currie dell'Università di Alberta ha proposto che *T. rex* e gli altri tirannosauri potessero essere stati cacciatori sociali,[152] usando come prova un sito nel Dakota del Sud che conteneva tre esemplari di *T. rex* fossilizzati insieme.[153] Dopo aver studiato il neurocranio di *T. rex*, Currie propose che l'animale sarebbe stato capace di comportamenti sociali complessi, siccome il cervello era proporzionalmente più grande di quelli dei coccodrilli e tre volte più grande di quelli dei dinosauri erbivori come *Triceratops*. Currie ipotizzò che *T. rex* fosse sei volte più intelligente della maggior parte dei dinosauri e gli altri rettili.[154][155] Currie dichiarò che cacciare in gruppo sarebbe stato vantaggioso per *T. rex*, siccome le sue prede,



Scheletri di *T. rex* in vari stadi di crescita

come *Triceratops* e *Ankylosaurus*, erano ben armate, e alcune erano molto veloci. Ipotizzò che gli esemplari giovanili e adulti di *T. rex* avrebbero cacciato insieme, con i giovani più veloci che braccavano le prede per poi permettere agli adulti di ucciderle, come fanno i predatori sociali moderni.[154]

L'ipotesi di Currie però è stata criticata d'altri scienziati. Brian Switek, scrivendo nel 2011, criticò l'ipotesi perché non fu presentata in una rivista scientifica, ma in un documentario intitolato *Dino Gangs*. In più, Switek notò che l'ipotesi di Currie si basava soprattutto sulla presunta sociabilità dell'imparentato *Tarbosaurus bataar*, le cui prove di sociabilità sono anch'esse dubbiose. Secondo Switek e altri scienziati, che parteciparono in una discussione riguardo *Dino Gangs*, le prove per la sociabilità nei tirannosauridi sono deboli, e si basano principalmente nell'associazione di vari scheletri scoperti insieme, per cui ci sono spiegazioni alternative (per esempio, una carestia o un'inondazione che costrinse vari individui a morire nello stesso luogo). Infatti, Switek notò che il "cimitero" degli *Albertosaurus*, da cui Currie sviluppò la sua ipotesi, conserva infatti prove geologiche di un'inondazione, dimostrando quindi che Currie si era sbagliato. Switek dichiarò che le ossa da sole non sono sufficienti per ricostruire i comportamenti dei dinosauri, e che Currie avrebbe fatto meglio a prendere nota delle prove geologiche dei siti contenenti tirannosauri prima di fare conclusioni affrettate sui loro comportamenti. Descrisse le affermazioni fatte nel programma e replicate nella stampa popolare come "promozioni pubblicitarie nauseanti", e notò che la compagnia creatrice del programma, Atlantic Productions, ha la reputazione di esagerare riguardo alle affermazioni sulle scoperte paleontologiche, parallelamente a quella controversa riguardo al presunto antenato umano *Darwinius*, che poi si rivelò essere invece un lemure.[156]

Secondo Lawrence Witmer, il comportamento sociale non può essere rivelato dai neuro crani, siccome anche i cervelli dei leopardi, che sono felini solitari, sono identici a quelli dei leoni, che sono invece felini sociali, quindi due animali possono avere la stessa intelligenza ma non necessariamente lo stesso stile di vita. Dichiarò che il miglior modo di determinarlo sarebbe stato quello di guardare la grandezza cerebrale totale, metterla a confronto con gli animali moderni e fare stime. Nella sua opinione, è probabile che, se i *T. rex* cacciavano in gruppo, avrebbero attaccato le prede per beneficio individuale piuttosto per il bene del gruppo. Questa strategia rappresenta uno stadio intermediario tra la caccia solitaria e la caccia cooperativa vera.[157]

Nel 2014, furono trovate le orme d'un gruppo di *T. rex* in Canada, fornendo così le prime prove di probabile caccia sociale del predatore.[158][159]

Un'altra curiosità sul comportamento sociale di questi animali riguarda una scoperta di alcuni pseudo nidi fossilizzati, creati da alcune specie di teropodi, tra cui il T. rex, in un probabile rituale di accoppiamento, molto simile a quelli effettuati da alcune specie di uccelli moderni. Questi segni sono stati trovati in una vasta area del Colorado occidentale, e indicano che questi rituali di accoppiamento erano abbastanza diffusi tra i dinosauri teropodi della regione dunque è possibile che potesse esistere una convivenza collettiva tra gli esemplari.[160]

Patologie

L'analisi delle mandibole del cranio di una decina di esemplari, mostranti lesioni vacuolari, che arrivano talora a perforare completamente l'osso, ha permesso di ipotizzare che questi individui siano stati colpiti da una forma di malattia aviaria del tipo *Trichomiasi*, causata da infezione di parassiti; in precedenza queste lesioni erano state attribuite a segni di morsi da parte di altri predatori o, nel caso dell'esemplare noto come Sue (FMNH PR2081) a infezione da parte di *Actinomyces bovis*. Le lesioni osservate sono morfologicamente simili a quelle osservabili nei Falconiformi attuali.

Lo studio,[162] presentato nel 2009, rappresenta la prima evidenza sull'origine ed evoluzione di questa malattia contagiosa aviara in dinosauri terapodi non aviari. L'infezione, che dall'analisi dei reperti sembra statisticamente diffusa (circa il 15% degli esemplari), dovrebbe essere imputabile a un protozoo simile all'attuale *Trichomonas gallinae*, e secondo gli studiosi si sarebbe potuta sviluppare a seguito del consumo di prede infette (per quanto gli stessi studiosi osservino che infezioni di tipo *Trichomiasi* non siano segnalate in Ornithischia del Cretaceo superiore, suggerendo quindi anche l'ipotesi di contagio per cannibalismo[163] o

trasmissione di infezione per morsi durante combattimenti per territorialità o dominanza nel branco o accoppiamento). Le patologie degli esemplari catalogati come FMNH PR2081 e MOR 980 suggeriscono che questa possa essere stata la causa diretta della morte dell'esemplare impedendone il nutrimento e quindi causandone il decesso.



Ricostruzione, fatta da Chris Glen (University of Queensland) delle condizioni del capo dell'esemplare MOR 980 con le condizioni patologiche al momento della morte. La ricostruzione è basata su ipotizzate analogie con fotografie di esemplari di uccelli vivi e morti colpiti da Trichomoniasi aviaria.[161]

Distribuzione geografica

Fossili di *T. rex* sono stati ritrovati in America settentrionale (Saskatchewan, Texas, Wyoming, Alberta, Montana, Colorado, Dakota del Nord, Dakota del Sud e Nuovo Messico)[81] e, se il genere *Tarbosaurus* venisse ridotto a sinonimo di Tyrannosaurus, anche in Asia (Mongolia).

Principali ritrovamenti fossili

Più di 30 esemplari di Tyrannosaurus rex sono stati ritrovati ed identificati, alcuni dei quali possono considerarsi scheletri quasi completi. Inoltre, almeno in uno di questi esemplari, sono stati ritrovati dei tessuti molli e delle proteine allo stato fossile.

Tra i principali esemplari, più noti e meglio conservati, troviamo:

- "**Sue**", chiamata così in onore della paleontologa dilettante Sue Hendrickson che la scoprì il 12 agosto 1990 nel Dakota del Sud. Completo all'85% e, fino al 2001, il più grande mai ritrovato, ha richiesto circa 250.000 ore-uomo per riportarlo alla luce.[164] Da uno studio sulla fossilizzazione delle ossa è emerso che "Sue" aveva raggiunto le piene dimensioni dello scheletro a 19 anni e morì a 28 anni, l'età più lunga di qualsiasi tirannosauro noto.[165]
- Un altro Tyrannosaurus, soprannominato "**Stan**", in onore del paleontologo dilettante Stan Sacrison, è stato trovato nella provincia di Buffalo nel Sud Dakota, nella primavera del 1987. Ci sono volute 30.000 ore-uomo di scavo e di preparazione, per ricostruire uno scheletro completo al 65%.
- Nell'estate del 2000, Jack Horner ha scoperto cinque scheletri di Tyrannosaurus, vicino alla riserva di Fort Peck nel Montana. Uno degli esemplari, soprannominato "**C. Rex**" è stato segnalato per essere forse il più grande mai trovato.[166]

Nella cultura di massa

Il tirannosauro è nell'immaginario popolare il carnivoro grande, feroce e inarrestabile per eccellenza ed è forse addirittura il dinosauro più famoso di tutti i tempi, tanto che sin dalla sua scoperta fino ad oggi è definito da molti il *Re dei Dinosauri*. È inoltre il solo dinosauro di cui il pubblico conosca il nome scientifico completo nonché il sinonimo per eccellenza di dinosauro.

È un personaggio ricorrente (il più delle volte come antagonista) della saga de *Alla ricerca della valle incantata*, dove viene nominato con l'appellativo "Denti aguzzi". Uno di questi ha ferito mortalmente la madre di Piedino, il cucciolo di apatosauro e protagonista assoluto della serie.

Notevole importanza della sua popolarità è dovuta alle sue apparizioni nella saga cinematografica di *Jurassic Park*, franchise del quale è diventato un simbolo (malgrado, a partire dal terzo film, il suo ruolo sia stato molto ridimensionato).

Note


Ricostruzione del tirannosauro di *Jurassic Park* all'Universal's Islands of Adventure

1. ^ (EN) J.F. Hicks, K.R. Johnson, J.D. Obradovich, L. Tauxe e D. Clark, *Magnetostratigraphy and geochronology of the Hell Creek and basal Fort Union Formations of southwestern North Dakota and a recalibration of the Cretaceous–Tertiary Boundary* (PDF), in *Geological Society of America Special Papers*, vol. 361, 2002, pp. 35–55, DOI:10.1130/0-8137-2361-2.35.
2. J. R. Hutchinson, K. T. Bates, J. Molnar, V. Allen e P. J. Makovicky, *A Computational Analysis of Limb and Body Dimensions in Tyrannosaurus rex with Implications for Locomotion, Ontogeny, and Growth*, in *PLoS ONE*, vol. 6, n. 10, 2011, p. e26037, DOI:10.1371/journal.pone.0026037.
3. *Sue's vital statistics*, su *Sue at the Field Museum*, Field Museum of Natural History. URL consultato il 15 settembre 2007 (archiviato dall'url originale il 29 settembre 2007).
4. Gregory M. Erickson, Peter J. Makovicky, Philip J. Currie, Mark A. Norell, Scott A. Yerby e Christopher A. Brochu, *Gigantism and comparative life-history parameters of tyrannosaurid dinosaurs*, in *Nature*, vol. 430, n. 7001, 2004, pp. 772–775, DOI:10.1038/nature02699, PMID 15306807.
5. *Scotty, il T.rex più grande mai scoperto*, su *nationalgeographic.it*. URL consultato il 12 aprile 2019 (archiviato dall'url originale il 1º aprile 2019).
6. *Scotty, un T.rex da record: è il più grande mai scoperto*, su *repubblica.it*.
7. ^ *Scotty, un T.rex da record: è il più grande mai scoperto.*, su *repubblica.it*.
8. ^ Horner John R - Padian Kvin 2004, *Age an growth dynamics of Tyrannosaurus rex*, in *Royal Society Publishing*, vol. 271, 1551/22 settembre 2004 Pagg. 1875-1880..
9. ^ (EN) Brian Switeck, *When Tyrannosaurus Chomped Sauropods*, Smithsonian Media, 13 aprile 2012. URL consultato il 24 agosto 2013.
10. ^ (EN) John Hutchinson, *Tyrannosaurus rex: predator or media hype?*, What's in John's Freezer?, 15 luglio 2013. URL consultato il 26 agosto 2013.
11. M.B. Meers, *Maximum bite force and prey size of Tyrannosaurus rex and their relationships to the inference of feeding behavior*, in *Historical Biology: A Journal of Paleobiology*, vol. 16, n. 1, agosto 2003, pp. 1–12, DOI:10.1080/0891296021000050755.
12. *Copia archiviata*, su *utweb.ut.edu*. URL consultato il 14 marzo 2015 (archiviato dall'url originale il 1º febbraio 2014)., Meers, Mason B. (2003) T. Rex Bite Force and Prey Size. Retrieved on July 15, 2013 from *Copia archiviata*, su *utweb.ut.edu*. URL consultato il 14 marzo 2015 (archiviato dall'url originale il 1º febbraio 2014).

13. ^ (EN) Riley Black, *The Tyrannosaurus Rex’s Dangerous and Deadly Bite*, su *Smithsonian*. URL consultato il 6 agosto 2019.
14. (EN) Nicholas St Fleur, *Between a T. Rex’s Powerful Jaws, Bones of Its Prey Exploded*, in *The New York Times*, 18 maggio 2017. URL consultato il 6 agosto 2019.
15. ^ Redazione ANSA, *Misurata l'incredibile forza del morso del T-rex*, su *ANSA*, 18 maggio 2017.
16. Andrea Centini, *Il morso del T-rex era devastante: poteva davvero distruggere un’auto, come in Jurassic Park*, *fanpage.it* , 1º ottobre 2019. URL consultato il 13 ottobre 2019.
17. ^ Andrea Cau, *Theropoda volume I: Tyrannosauroidea*, Amazon Media EU S.à r.l., 2012.
18. ^ *Il Pianeta dei dinosauri , Piero e Alberto Angela, Arnoldo Monadori Editore , Ottobre 1993, pag .55*.
19. ^ JF Anderson, AJ Hall-Martin e Dale Russell, *Long bone circumference and weight in mammals, birds and dinosaurs*, in *Journal of Zoology*, vol. 207, n. 1, 1985, pp. 53–61, DOI:10.1111/j.1469-7998.1985.tb04915.x.
20. Robert T. Bakker, *The Dinosaur Heresies*, New York, Kensington Publishing, 1986, ISBN 0-688-04287-2, OCLC 13699558.
21. ^ DM Henderson, *Estimating the masses and centers of mass of extinct animals by 3-D mathematical slicing*, in *Paleobiology*, vol. 25, n. 1, 1º gennaio 1999, pp. 88–106.
22. JO Farlow, MB Smith e JM Robinson, *Body mass, bone "strength indicator", and cursorial potential of Tyrannosaurus rex*, in *Journal of Vertebrate Paleontology*, vol. 15, n. 4, 1995, pp. 713–725, DOI:10.1080/02724634.1995.10011257 (archiviato dall'url originale il 23 ottobre 2008).
23. ^ Frank. Seebacher, [0051:ANMTCA2.0.CO;2 *A new method to calculate allometric length–mass relationships of dinosaurs*], in *Journal of Vertebrate Paleontology*, vol. 21, n. 1, 2001, pp. 51–60, DOI:10.1671/0272-4634(2001)021[0051:ANMTCA]2.0.CO;2.
24. ^ Per Christiansen e Richard A. Fariña, *Mass prediction in theropod dinosaurs*, in *Historical Biology*, vol. 16, 2–4, 2004, pp. 85–92, DOI:10.1080/08912960412331284313.
25. ^ T. J. Boardman, G. C. Packard e G. F. Birchard, *Allometric equations for predicting body mass of dinosaurs*, in *Journal of Zoology*, vol. 279, n. 1, 2009, pp. 102–110, DOI:10.1111/j.1469-7998.2009.00594.x.
26. ^ Scott Hartman, *Mass estimates: North vs South redux*, Scott Hartman's Skeletal Drawing.com, 7 luglio 2013. URL consultato il 24 agosto 2013.
27. ^ http://dinoweb.ucoz.ru/_fr/4/My_theropod_is_.pdf

28. ^ F. Therrien e Henderson, D.M., [108:MTIBTY2.0.CO;2 *My theropod is bigger than yours...or not: estimating body size from skull length in theropods*], in *Journal of Vertebrate Paleontology*, vol. 27, n. 1, 2007, pp. 108–115, DOI:10.1671/0272-4634(2007)27[108:MTIBTY]2.0.CO;2, ISSN 0272-4634.
29. ^ *Tyrannosaurus rex - Wikiversità*, su *it.wikiversity.org*. URL consultato l'11 febbraio 2019.
30. ^ Horner John R - Padian Kvin 2004, *Age an growth dynamics of Tyrannosaurus rex*, in *Royal Society Publishing*, Volume 271,, Numero 1551/22 settembre 2004 Pagg. 1875-1880.
31. C.R. Brochu, *Osteology of Tyrannosaurus rex: insights from a nearly complete skeleton and high-resolution computed tomographic analysis of the skull*, in *Society of Vertebrate Paleontology Memoirs*, vol. 7, 2003, pp. 1–138, DOI:10.2307/3889334.
32. ^ Christine Lipkin e Kenneth Carpenter, *Looking again at the forelimb of Tyrannosaurus rex*, in Carpenter, Kenneth; and Larson, Peter E. (editors) (a cura di), *Tyrannosaurus rex, the Tyrant King (Life of the Past)*, Bloomington, Indiana University Press, 2008, pp. 167–190, ISBN 0-253-35087-5.
33. ^ *Museum unveils world's largest T-rex skull*, su *montana.edu*. URL consultato il 13 settembre 2008 (archiviato dall'url originale il 14 aprile 2006).
34. Kent A. Stevens, *Binocular vision in theropod dinosaurs* (PDF), in *Journal of Vertebrate Paleontology*, vol. 26, n. 2, giugno 2006, pp. 321–330, DOI:10.1671/0272-4634(2006)26[321:BVITD]2.0.CO;2.
35. Eric Jaffe, *Sight for 'Saur Eyes: T. rex vision was among nature's best*, in *Science News*, vol. 170, n. 1, 1º luglio 2006, p. 3, DOI:10.2307/4017288. URL consultato il 6 ottobre 2008 (archiviato dall'url originale il 19 ottobre 2008).
36. ^ Eric Snively, Donald M. Henderson, and Doug S. Phillips, *Fused and vaulted nasals of tyrannosaurid dinosaurs: Implications for cranial strength and feeding mechanics* (PDF), in *Acta Palaeontologica Polonica*, vol. 51, n. 3, 2006, pp. 435–454. URL consultato l'8 ottobre 2008.
37. ^ G.M. Erickson, Van Kirk, S.D.; Su, J.; Levenston, M.E.; Caler, W.E.; and Carter, D.R., *Bite-force estimation for Tyrannosaurus rex from tooth-marked bones*, in *Nature*, vol. 382, 1996, pp. 706–708, DOI:10.1038/382706a0.
38. ^ Smith, J.B., *Heterodonty in Tyrannosaurus rex: implications for the taxonomic and systematic utility of theropod dentitions* (PDF), in *Journal of Vertebrate Paleontology*, vol. 25, n. 4, dicembre 2005, pp. 865–887, DOI:10.1671/0272-4634(2005)025[0865:HITRIF]2.0.CO;2.
39. ^ Douglas K, Young S, *The dinosaur detectives*, in *New Scientist*, 1998. URL consultato il 16 ottobre 2008.
    «One palaeontologist memorably described the huge, curved teeth of T. rex as 'lethal bananas'».

40. Keim, B. (2012). "Giant Feathered Tyrannosaur Found in China. (https://www.wired.com/wiredscience/2012/04/yutyrannus-huali-feathers/)" *Wired*, April 4, 2012. Accessed online August 8, 2013, https://www.wired.com/wiredscience/2012/04/yutyrannus-huali-feathers/
41. ^ Hone, D. (2012) "Did Tyrannosaurus rex have feathers?" (https://www.theguardian.com/science/lost-worlds/2012/oct/17/dinosaurs-fossils) *The Guardian*, October 17, 2012. Accessed online August 8, 2013, https://www.theguardian.com/science/lost-worlds/2012/oct/17/dinosaurs-fossils
42. Xing Xu, Mark A. Norell, Xuewen Kuang, Xiaolin Wang, Qi Zhao e Chengkai Jia, *Basal tyrannosauroids from China and evidence for protofeathers in tyrannosauroids*, in *Nature*, vol. 431, n. 7009, 7 ottobre 2004, pp. 680–684, DOI:10.1038/nature02855, PMID 15470426.
43. X. Xu, K. Wang, K. Zhang, Q. Ma, L. Xing, C. Sullivan, D. Hu, S. Cheng e S. et al. Wang, *A gigantic feathered dinosaur from the Lower Cretaceous of China* (**PDF**), in *Nature*, vol. 484, 2012, pp. 92–95, DOI:10.1038/nature10906, PMID 22481363 (archiviato dall'url originale il 17 aprile 2012).
44. *Tyrannosauroid integument reveals conflicting patterns of gigantism and feather evolution*, su *royalsocietypublishing.org*.
45. National Geographic Society, *Che effetto farebbe accarezzare un T-Rex?*, su *National Geographic*. URL consultato il 10 febbraio 2019 (archiviato dall'url originale il 12 febbraio 2019).
46. *Il tirannosauro aveva le squame e non le penne: l'errore degli scienziati cambia la storia*, su *Scienze fanpage*. URL consultato il 10 febbraio 2019.
47. (**EN**) Brian Switek, *Palaeontology: The truth about T. rex*, in *Nature News*, vol. 502, n. 7472, 24 ottobre 2013, pp. 424, DOI:10.1038/502424a. URL consultato l'11 febbraio 2019.
48. ^ https://news.nationalgeographic.com/2017/03/tyrannosaur-face-touch-dinosaurs-evolution-science/
49. ^ https://www.thesun.co.uk/news/3214931/tyrannosaurus-rex-fossil-reveals-that-fearsome-beast-looked-like-a-crocodile-and-had-incredible-sixth-sense/
50. ^ http://www.upi.com/Science_News/2017/03/30/Scientists-discover-new-dinosaur-evolved-by-anagenesis/7461490880589/
51. ^ Kenneth Carpenter, *Variation in Tyrannosaurus rex*, in Kenneth Carpenter and Philip J. Currie (a cura di), *Dinosaur Systematics: Approaches and Perspectives*, Cambridge, Cambridge University Press, 1992, pp. 141–145, ISBN 0-521-43810-1.

52. ^ Larson, P.L. 1994. *Tyrannosaurus* sex. In: Rosenberg, G.D. & Wolberg, D.L. *Dino Fest. The Paleontological Society Special Publications*. 7: 139–155.
53. ^ Schweitzer MH, Elsey RM, Dacke CG, Horner JR, Lamm ET, *Do egg-laying crocodilian (Alligator mississippiensis) archosaurs form medullary bone?*, in *Bone*, vol. 40, n. 4, aprile 2007, pp. 1152–8, DOI:10.1016/j.bone.2006.10.029, PMID 17223615. URL consultato l'8 ottobre 2008.
54. Gregory S. Paul, *Predatory dinosaurs of the world: a complete illustrated guide*, New York, Simon and Schuster, 1988, ISBN 0-671-61946-2, OCLC 18350868.
55. ^ J Leidy, *Memoir on the extinct reptiles of the Cretaceous formations of the United States*, in *Smithsonian Contributions to Knowledge*, vol. 14, 1865, pp. 1–135.
56. ^ *Tyrannosaurus*, American Museum of Natural History. URL consultato il 16 ottobre 2008 (archiviato dall'url originale l'8 dicembre 2008).
57. BH Newman, *Stance and gait in the flesh-eating Tyrannosaurus*, in *Biological Journal of the Linnean Society*, vol. 2, n. 2, 1970, pp. 119–123, DOI:10.1111/j.1095-8312.1970.tb01707.x.
58. ^ H. F. Osborn, *Tyrannosaurus and other Cretaceous carnivorous dinosaurs*, in *Bulletin of the AMNH*, vol. 21, n. 14, New York City, American Museum of Natural History, 1905, pp. 259–265. URL consultato il 6 ottobre 2008.
59. ^ H. F. Osborn, *Skeletal adaptations of Ornitholestes, Struthiomimus, Tyrannosaurus*, in *Bulletin of the American Museum of Natural History*, vol. 35, n. 43, New York City, American Museum of Natural History, 1917, pp. 733–771. URL consultato l'8 ottobre 2008.
60. ^ L. M. Lambe, *On a new genus and species of carnivorous dinosaur from the Belly River Formation of Alberta, with a description of the skull of Stephanosaurus marginatus from the same horizon*, in *Ottawa Naturalist*, vol. 27, 1914, pp. 129–135.
61. John R. Horner, Don Lessem, *The complete T. rex*, New York City, Simon & Schuster, 1993, ISBN 0-671-74185-3.
62. Horner, J.R., *Steak knives, beady eyes, and tiny little arms (a portrait of Tyrannosaurus as a scavenger)*, in *The Paleontological Society Special Publication*, vol. 7, 1994, pp. 157–164.
63. Amos, J., *T. rex goes on trial*, BBC, 31 luglio 2003.
64. Kenneth Carpenter, Matt Smith, *Forelimb Osteology and Biomechanics of Tyrannosaurus rex*, in Darren Tanke and Kenneth Carpenter (a cura di), *Mesozoic vertebrate life*, Bloomington, Indiana University Press, 2001, pp. 90–116, ISBN 0-253-33907-3.
65. ^ Henry Fairfield Osborn, Barnum Brown, *Tyrannosaurus, Upper Cretaceous carnivorous dinosaur*, in *Bulletin of the AMNH*, vol. 22, n. 16, New York City, American Museum of Natural History, 1906, pp. 281–296. URL consultato il 6 ottobre 2008.

66. Philip J. Currie, Jørn H. Hurum e Karol Sabath, *Skull structure and evolution in tyrannosaurid dinosaurs* (PDF), in *Acta Palaeontologica Polonica*, vol. 48, n. 2, 2003, pp. 227–234. URL consultato l'8 ottobre 2008.
67. Thomas R., Jr. Holtz, *Tyrannosauroidea*, in David B. Weishampel, Peter Dodson and Halszka Osmólska (a cura di), *The dinosauria*, Berkeley, University of California Press, 2004, pp. 111–136, ISBN 0-520-24209-2.
68. Thomas R. Holtz, *The Phylogenetic Position of the Tyrannosauridae: Implications for Theropod Systematics*, in *Journal of Palaeontology*, vol. 68, n. 5, 1994, pp. 1100–1117, JSTOR 1306180.
69. ^ (RU) E. A. Maleev, *(title in Russian)* [*Gigantic carnivorous dinosaurs of Mongolia*] (PDF), in *Doklady Akademii Nauk SSSR*, translated by F. J. Alcock, vol. 104, n. 4, 1955, pp. 634–637.
70. ^ AK Rozhdestvensky, *Growth changes in Asian dinosaurs and some problems of their taxonomy*, in *Paleontological Journal*, vol. 3, 1965, pp. 95–109.
71. ^ Kenneth Carpenter, *Tyrannosaurids (Dinosauria) of Asia and North America*, in Niall J. Mateer and Pei-ji Chen (a cura di), *Aspects of nonmarine Cretaceous geology*, Beijing, China Ocean Press, 1992, ISBN 978-7-5027-1463-5, OCLC 28260578.
72. ^ Thomas D. Carr, Thomas E. Williamson e David R. Schwimmer, [0119:ANGASO2.0.CO;2 *A New Genus and Species of Tyrannosauroid from the Late Cretaceous (Middle Campanian) Demopolis Formation of Alabama*], in *Journal of Vertebrate Paleontology*, vol. 25, n. 1, marzo 2005, pp. 119–143, DOI:10.1671/0272-4634(2005)025[0119:ANGASO]2.0.CO;2.
73. ^ Jørn H. Hurum e Karol Sabath, *Giant theropod dinosaurs from Asia and North America: Skulls of Tarbosaurus bataar and Tyrannosaurus rex compared* (PDF), in *Acta Palaeontologica Polonica*, vol. 48, n. 2, 2003, pp. 161–190. URL consultato l'8 ottobre 2008.
74. ^ George Olshevsky, *The origin and evolution of the tyrannosaurids*, in *Kyoryugaku Saizensen [Dino Frontline]*, 9–10, 1995, pp. 92–119.
75. ^ T.D. Carr e T.E. Williamson, *Diversity of late Maastrichtian Tyrannosauridae (Dinosauria: Theropoda) from western North America*, in *Zoological Journal of the Linnean Society*, vol. 142, n. 4, 2004, pp. 479–523, DOI:10.1111/j.1096-3642.2004.00130.x.
76. ^ C.W. Gilmore, *A new carnivorous dinosaur from the Lance Formation of Montana*, in *Smithsonian Miscellaneous Collections*, vol. 106, 1946, pp. 1–19.
77. ^ R.T. Bakker, M. Williams e P.J. Currie, *Nanotyrannus, a new genus of pygmy tyrannosaur, from the latest Cretaceous of Montana*, in *Hunteria*, vol. 1, n. 5, 1988, pp. 1–30.

78. ^ TD Carr, *Craniofacial ontogeny in Tyrannosauridae (Dinosauria, Theropoda)*, in *Journal of Vertebrate Paleontology*, vol. 19, n. 3, 1999, pp. 497–520, DOI:10.1080/02724634.1999.10011161.
79. ^ Philip J. Currie, *Cranial anatomy of tyrannosaurid dinosaurs from the Late Cretaceous of Alberta, Canada* (PDF), in *Acta Palaeontologica Polonica*, vol. 42, n. 2, 2003, pp. 191–226. URL consultato il 9 ottobre 2008.
80. ^ DOI: 10.1371/journal.pone.0079420 (https://dx.doi.org/10.1371%2Fjournal.pone.0079420)
81. *†Tyrannosaurus rex Osborn 1905 (tyrant lizard king)*, su *fossilworks.org*. URL consultato il 12 marzo 2015.
82. http://news.discovery.com/animals/dinosaurs/t-rex-was-likely-an-invasive-species-160302.htm
83. ^ Erickson G.M., Makovicky P.J., Currie P.J., Norell M.A., Yerby S.A., Brochu C.A., *Gigantism and comparative life-history parameters of tyrannosaurid dinosaurs*, in *Nature*, vol. 430, n. 7001, 2004, pp. 772–775, DOI:10.1038/nature02699, PMID 15306807.
84. J. R. Horner e K. Padian, *Age and growth dynamics of Tyrannosaurus rex*, in *Proceedings. Biological sciences / the Royal Society*, vol. 271, n. 1551, settembre 2004, pp. 1875–80, DOI:10.1098/rspb.2004.2829, PMC 1691809, PMID 15347508. URL consultato il 5 ottobre 2008.
85. ^ Schweitzer MH, Wittmeyer JL, Horner JR, *Gender-specific reproductive tissue in ratites and Tyrannosaurus rex*, in *Science*, vol. 308, n. 5727, giugno 2005, pp. 1456–60, DOI:10.1126/science.1112158, PMID 15933198. URL consultato il 5 ottobre 2008.
86. ^ Andrew H. Lee e Sarah Werning, *Sexual maturity in growing dinosaurs does not fit reptilian growth models*, in *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 105, n. 2, 2008, pp. 582–587, DOI:10.1073/pnas.0708903105, PMC 2206579, PMID 18195356.
87. Erickson GM, Currie PJ, Inouye BD, Winn AA, *Tyrannosaur life tables: an example of nonavian dinosaur population biology*, in *Science*, vol. 313, n. 5784, luglio 2006, pp. 213–7, DOI:10.1126/science.1125721, PMID 16840697.
88. Holtz, Thomas R Jr. (19 marzo, 2013) *The Life and Times of Tyrannosaurus rex, with Dr. Thomas Holtz* (https://www.youtube.com/watch?v=sqkqkxYGNZc) (conferenza), Burke Museum of Natural History and Culture, Kane Hall Room 130 University of Washington Seattle, WA 98195
89. ^ Gregory S. Paul, *Chapter 18: The Extreme Life Style and Habits of the Gigantic Tyrannosaurid Superpredators of the Cretaceous North America and Asia*, in Peter L. Larson e Kenneth Carpenter (a cura di), *Tyrannosaurus, The Tyrant King*, Indiana University Press, 2008, pp. 307–345, ISBN 978-0-253-35087-9. URL consultato il 14 settembre 2013.
90. Helen Fields, *Dinosaur Shocker*, in *Smithsonian Magazine*, maggio 2006. URL consultato il 2 ottobre 2008.

91. ^ Mary H. Schweitzer, Jennifer L. Wittmeyer, John R. Horner e Jan K. Toporski, *Soft-tissue vessels and cellular preservation in Tyrannosaurus rex*, in *Science*, vol. 307, n. 5717, marzo 2005, pp. 1952–5, Bibcode:2005Sci...307.1952S, DOI:10.1126/science.1108397, PMID 15790853. URL consultato il 2 ottobre 2008.
92. ^ Paul Rincon, *Protein links T. rex to chickens*, in *BBC News*, 12 aprile 2007. URL consultato il 2 ottobre 2008.
93. ^ Dan Vergano, *Yesterday's T. Rex is today's chicken*, in *USA Today*, 13 aprile 2007. URL consultato l'8 ottobre 2008.
94. ^ Randolph E. Schmid e Associated Press, *Scientists study evidence modern birds came from dinosaurs*, in *Newsvine*, 24 aprile 2008. URL consultato l'8 ottobre 2008.
95. ^ Thomas G. Kaye, Gary Gaugler e Zbigniew Sawlowicz, *Dinosaurian Soft Tissues Interpreted as Bacterial Biofilms*, in Anna Stepanova (a cura di), *PLoS ONE*, vol. 3, n. 7, luglio 2008, pp. e2808, DOI:10.1371/journal.pone.0002808, PMC 2483347, PMID 18665236.
96. ^ *New Research Challenges Notion That Dinosaur Soft Tissues Still Survive*, Newswise, 24 luglio 2008. URL consultato l'8 ottobre 2008.
97. ^ *Researchers Debate: Is It Preserved Dinosaur Tissue, or Bacterial Slime?*, Discover, 30 luglio 2008. URL consultato il 4 settembre 2008.
98. http://www.corriere.it/cronache/16_marzo_16/scoperta-t-rex-incinta-forse-presente-dna-f5156cac-ebb3-11e5-bc24-916916ab221e.shtml?refresh_ce-cp
99. ^ Robert T. Bakker, *The superiority of dinosaurs* (**PDF**), in *Discovery*, vol. 3, n. 2, 1968, pp. 11–12. URL consultato il 7 ottobre 2008 (archiviato dall'url originale il 9 settembre 2006).
00. ^ Robert T. Bakker, *Anatomical and ecological evidence of endothermy in dinosaurs* (**PDF**), in *Nature*, vol. 238, n. 5359, 1972, pp. 81–85, Bibcode:1972Natur.238...81B, DOI:10.1038/238081a0. URL consultato il 7 ottobre 2008 (archiviato dall'url originale il 9 settembre 2006).
01. ^ Reese E. Barrick e William J. Showers, *Thermophysiology of Tyrannosaurus rex: Evidence from Oxygen Isotopes*, in *Science*, vol. 265, n. 5169, New York City, luglio 1994, pp. 222–224, DOI:10.1126/science.265.5169.222, PMID 17750663. URL consultato il 7 ottobre 2008.
02. ^ Clive Trueman, Carolyn Chenery, David A. Eberth e Baruch Spiro, *Diagenetic effects on the oxygen isotope composition of bones of dinosaurs and other vertebrates recovered from terrestrial and marine sediments*, in *Journal of the Geological Society*, vol. 160, n. 6, 2003, pp. 895, DOI:10.1144/0016-764903-019.

03. ^ Reese E. Barrick e William J. Showers, *Thermophysiology and biology of Giganotosaurus: comparison with Tyrannosaurus*, in *Palaeontologia Electronica*, vol. 2, n. 2, ottobre 1999. URL consultato il 7 ottobre 2008.
04. ^ Reese E. Barrick, Michael K. Stoskopf e William J. Showers, *Oxygen isotopes in dinosaur bones*, in James O. Farlow and M. K. Brett-Surman (a cura di), *The Complete Dinosaur*, Bloomington, Indiana University Press, 1999, pp. 474–490, ISBN 0-253-21313-4.
05. ^ Frank V. Paladino, James R. Spotila e Peter Dodson, *A blueprint for giants: modeling the physiology of large dinosaurs*, in James O. Farlow and M. K. Brett-Surman (a cura di), *The Complete Dinosaur*, Bloomington, Indiana University Press, 1999, pp. 491–504, ISBN 0-253-21313-4.
06. ^ Anusuya Chinsamy e Willem J. Hillenius, *Physiology of nonavian dinosaurs*, in David B. Weishampel, Peter Dodson and Halszka Osmólska (a cura di), *The dinosauria*, Berkeley, University of California Press, 2004, pp. 643–659, ISBN 0-520-24209-2.
07. ^ (**EN**) Casey M. Holliday, William Ruger Porter, Kent A. Vliet, Lawrence M. Witmer, *The Frontoparietal Fossa and Dorsotemporal Fenestra of Archosaurs and Their Significance for Interpretations of Vascular and Muscular Anatomy in Dinosaurs*, su *anatomypubs.onlinelibrary.wiley.com*, American Association for Anatomy, 1º luglio 2019. URL consultato il 7 settembre 2019.
08. *Copia archiviata* (**PDF**), su *ohio.edu*. URL consultato il 17 ottobre 2015 (archiviato dall'url originale il 24 settembre 2015)., Snively, Eric, Russell, Anthony P. (2003) "Kinematic Model of Tyrannosaurid (Dinosauria: Theropoda) Arctometatarsus Function" *Journal of Morphology*255(2)215-227. DOI: 10.1002/jmor.10059 (https://dx.doi.org/10.1002%2Fjmor.10059)
09. ^ Hutchinson JR, Ng-Thow-Hing V, Anderson FC, *A 3D interactive method for estimating body segmental parameters in animals: application to the turning and running performance of Tyrannosaurus rex*, in *Journal of Theoretical Biology*, vol. 246, n. 4, giugno 2007, pp. 660–80, DOI:10.1016/j.jtbi.2007.01.023, PMID 17363001.
10. ^ David R. Carrier, Rebecca M. Walter e David V. Lee, *Influence of rotational inertia on turning performance of theropod dinosaurs: clues from humans with increased rotational inertia*, in *Journal of Experimental Biology*, vol. 204, n. 22, Company of Biologists, 15 novembre 2001, pp. 3917–3926, PMID 11807109.
11. Hutchinson, J.R., *Biomechanical Modeling and Sensitivity Analysis of Bipedal Running Ability. II. Extinct Taxa* (**PDF**), in *Journal of Morphology*, vol. 262, n. 1, 2004, pp. 441–461, DOI:10.1002/jmor.10240, PMID 15352202 (archiviato dall'url originale il 31 ottobre 2008).

12. Hutchinson JR, Garcia M, *Tyrannosaurus was not a fast runner*, in *Nature*, vol. 415, n. 6875, febbraio 2002, pp. 1018–21, DOI:10.1038/4151018a, PMID 11875567.
13. ^ Thomas R. Holtz, *Phylogenetic taxonomy of the Coelurosauria (Dinosauria; Theropoda)*, in *Journal of Paleontology*, vol. 70, n. 3, 1º maggio 1996, pp. 536–538. URL consultato il 3 ottobre 2008.
14. ^ Christiansen, P., *Strength indicator values of theropod long bones, with comments on limb proportions and cursorial potential* (PDF), in *Gaia*, vol. 15, 1998, pp. 241–255, ISSN 0871-5424.
15. ^ *Giraffe*, WildlifeSafari.info. URL consultato il 29 aprile 2006 (archiviato dall'url originale il 12 giugno 2010).
16. ^ *Chronological History of Woodland Park Zoo – Chapter 4*, su *zoo.org*. URL consultato il 24 ottobre 2014.
17. ^ Alexander, R.M., *Dinosaur biomechanics*, in *Proc Biol Sci.*, vol. 273, n. 1596, The Royal Society, 7 agosto 2006, pp. 1849–1855, DOI:10.1098/rspb.2006.3532, PMC 1634776, PMID 16822743.
18. ^ Rebecca R. Hanna, [0076:MIAIIA2.0.CO;2 *Multiple injury and infection in a sub-adult theropod dinosaur (Allosaurus fragilis) with comparisons to allosaur pathology in the Cleveland-Lloyd dinosaur quarry collection*], in *Journal of Vertebrate Paleontology*, vol. 22, n. 1, 2002, pp. 76–90, DOI:10.1671/0272-4634(2002)022[0076:MIAIIA]2.0.CO;2, ISSN 0272-4634. catalogs the injuries of the *Allosaurus* known as "Big Al" – at least one was attributed to a fall.
19. ^ Gregory S. Paul, *Limb design, function and running performance in ostrich-mimics and tyrannosaurs* (PDF), in *Gaia*, vol. 15, 2000, pp. 257–270. URL consultato il 2013.
20. ^ Sellers, W.I., and Manning, P.L., *Estimating dinosaur maximum running speeds using evolutionary robotics*, in *Proc. R. Soc. B*, vol. 274, n. 1626, The Royal Society, luglio 2007, pp. 2711–6, DOI:10.1098/rspb.2007.0846, PMC 2279215, PMID 17711833.
21. ^ L Seward, *T. rex 'would outrun footballer'*, BBCNews, 21 agosto 2007. URL consultato il 16 ottobre 2008.
22. ^ G. Callison e H. M. Quimby, *Tiny dinosaurs: Are they fully grown?*, in *Journal of Vertebrate Paleontology*, vol. 3, n. 4, 1984, pp. 200–209, DOI:10.1080/02724634.1984.10011975.
23. Scott W. Persons e Philip J. Currie, *The Tail of Tyrannosaurus: Reassessing the Size and Locomotive Importance of the M. caudofemoralis in Non-Avian Theropods*, in *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*, vol. 294, n. 1, gennaio 2011 [Article first published online November 12, 2010], pp. 119–131,, DOI:10.1002/ar.21290. URL consultato il 2013.

24. Persons, Scott W. (2010)*Guest Post: Bulking-Up the Back End – Why Tyrannosaurus Tail Mass Matters*. (2010) Retrieved from https://archosaurmusings.wordpress.com/2010/12/06/guest-post-bulking-up-the-back-end-why-tyrannosaurus-tail-mass-matters/
25. Manning P, *T. rex speed trap*, in Carpenter, Kenneth; Larson, Peter E. (a cura di), *Tyrannosaurus rex, the Tyrant King (Life of the Past)*, Bloomington, Indiana University Press, 2008, pp. 205–228, ISBN 0-253-35087-5.
26. ^ Paul, G.S., and Christiansen, P., *Forelimb posture in neoceratopsian dinosaurs: implications for gait and locomotion*, in *Paleobiology*, vol. 26, n. 3, settembre 2000, pp. 450, DOI:10.1666/0094-8373(2000)026<0450:FPINDI>2.0.CO;2, ISSN 0094-8373.
27. [1] (http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ar.20983/full), Witmer, Lawrence M., Ridgely, Ryan C. (Aug 26, 2009) New insights into the brain, braincase, and ear region of tyrannosaurs (Dinosauria, Theropoda), with implications for sensory organization and behavior. The Anatomical Record 292(9) 1266-1296. DOI: 10.1002/ar.20983 (https://dx.doi.org/10.1002%2Far.20983)
28. ^ [2] (http://www.sciencenewsforkids.org/2006/07/supersight-for-a-dino-king-3/), Emily, John(July 3, 2006). *Supersight for a Dino King*. Retrieved July 7, 2006 from http://www.sciencenewsforkids.org/2006/07/supersight-for-a-dino-king-3/
29. ^ [3] (http://ix.cs.uoregon.edu/~kent/paleontology/binocularVision/), Stevens, Kent A. (April 1, 2011)*The Binocular Vision of Theropod Dinosaurs*. Retrieved July 29, 2013 from http://ix.cs.uoregon.edu/~kent/paleontology/binocularVision/
30. *T. Rex brain study reveals a refined 'nose'*, Calgary Herald, 28 ottobre 2008. URL consultato il 29 ottobre 2008.
31. ^ Hughes Graham M. e Finarelli John A., *Olfactory receptor repertoire size in dinosaurs*, in *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 286, n. 1904, 12 giugno 2019, pp. 20190909, DOI:10.1098/rspb.2019.0909. URL consultato il 24 giugno 2019.
32. ^ National Geographic Society, *Il Tyrannosaurus rex aveva un fiuto incredibile*, su *National Geographic*. URL consultato il 24 giugno 2019 (archiviato dall'url originale il 24 giugno 2019).

33. ^ Grant S. Hurlburt, Ryan C. Ridgely e Lawrence M. Witmer, *Chapter 6: Relative size of brain and cerebrum in Tyrannosaurid dinosaurs: an analysis using brain-endocast quantitative relationships in extant alligators*, in Michael J. Parrish, Ralph E. Molnar, Philip J. Currie e Eva B. Koppelhus (a cura di), *Tyrannosaurid Paleobiology (Life of the Past)*, Indiana University Press, 5 luglio 2013 [This volume originated in a conference held on September 16–18, 2005, titled 'The Origin, Systematics, and Paleobiology of Tyrannosauridae,' and sponsored by the Burpee Museum of Natural History and Northern Illinois University], pp. 134–154, ISBN 978-0-253-00947-0. URL consultato il 20 ottobre 2013.
34. ^ http://www.blitzquotidiano.it/scienza-e-tecnologia/t-rex-sapeva-parlare-mappa-cervello-dinosauri-svela-i-comportamenti-complessi-1717502/
35. ^ Brian Switek, *The Tyrannosaurus Rex's Dangerous and Deadly Bite*, su *Smithsonian.com*, ottobre 2012.
36. ^ [4] (http://rsbl.royalsocietypublishing.org/content/early/2012/02/25/rsbl.2012.0056.full) Archiviato (https://web.archive.org/web/20180819045658/http://rsbl.royalsocietypublishing.org/content/early/2012/02/25/rsbl.2012.0056.full) il 19 agosto 2018 in Internet Archive., Bates, K.T & Falkingham P.L. (2012). Estimating maximum bite performance in Tyrannosaurus rex using multi-body dynamics (http://doai.io/10.1098/rsbl.2012.0056). Biological Letters. DOI: 10.1098/rsbl.2012.0056 (https://dx.doi.org/10.1098%2Frsbl.2012.0056)
37. ^ Crispian Scully, (2002) *Oxford Handbook of Applied Dental Sciences*, Oxford University Press –ISBN 978-0-19-851096-3 P156
38. ^ Lambe, L. B., *The Cretaceous theropodous dinosaur Gorgosaurus*, in *Memoirs of the Geological Survey of Canada*, vol. 100, 1917, pp. 1–84, DOI:10.4095/101672.
39. ^ Farlow, J. O. and Holtz, T. R., *The fossil record of predation in dinosaurs* (PDF), in Kowalewski, M. and Kelley, P.H. (a cura di), *The Fossil Record of Predation*, The Paleontological Society Papers, vol. 8, 2002, pp. 251–266.
40. ^ Novella, S. "Interview with Jack Horner." The Skeptics Guide to the Universe. October 14, 2011. Accessed October 24, 2011, https://media.libsyn.com/media/skepticsguide/skepticast2009-10-14.mp3
41. ^ The king of killers or fearsome freeloader? It is one of the big questions currently in palaeontology. (http://news.bbc.co.uk/1/hi/sci/tech/3112527.stm)
42. ^ G. S. Paul, *Predatory Dinosaurs of the World*, Simon and Schuster, 1988, ISBN 0-671-61946-2, OCLC 18350868.

43. ^ GD Ruxton e DC Houston, *Could Tyrannosaurus rex have been a scavenger rather than a predator? An energetics approach*, in *Proceedings. Biological sciences / the Royal Society*, vol. 270, n. 1516, aprile 2003, pp. 731–3, DOI:10.1098/rspb.2002.2279, PMC 1691292, PMID 12713747. URL consultato il 5 ottobre 2008.
44. ^ Chin, K., Erickson, G.M. et al., *A king-sized theropod coprolite*, in *Nature*, vol. 393, n. 6686, 18 giugno 1998, pp. 680, DOI:10.1038/31461. Summary at R. Monastersky, *Getting the scoop from the poop of T. rex*, in *Science News*, vol. 153, n. 25, 20 giugno 1998, pp. 391, DOI:10.2307/4010364, JSTOR 4010364. URL consultato il 5 maggio 2019 (archiviato dall'url originale il 1º novembre 2012).
45. Martin Walters, *Bloomsbury Illustrated Dictionary of Prehistoric Life (Bloomsbury Illustrated Dictionaries)*, Godfrey Cave Associates Ltd, 1995, ISBN 1-85471-648-4.
46. ^ K. Carpenter, *Evidence of predatory behavior by theropod dinosaurs*, in *Gaia*, vol. 15, 1998, pp. 135–144. URL consultato il 5 dicembre 2007 (archiviato dall'url originale il 17 novembre 2007).
47. ^ John Happ e Kenneth Carpenter, *An analysis of predator–prey behavior in a head-to-head encounter between Tyrannosaurus rex and Triceratops*, in Carpenter, Kenneth; and Larson, Peter E. (editors) (a cura di), *Tyrannosaurus rex, the Tyrant King (Life of the Past)*, Bloomington, Indiana University Press, 2008, pp. 355–368, ISBN 0-253-35087-5.
48. ^ Darren H. Tanke e Philip J. Currie, *Head-biting behavior in theropod dinosaurs: paleopathological evidence* (PDF), in *Gaia*, n. 15, 1998, pp. 167–184, ISSN 0871-5424.
49. ^ DOI: 10.1098/rspb.2010.2497 (https://dx.doi.org/10.1098%2Frspb.2010.2497)
50. ^ Eric. Snively, John R. Cotton, Ryan Ridgely e Lawrence M. Witmer, *Multibody dynamics model of head and neck function in Allosaurus (Dinosauria, Theropoda)*, in *Palaeontologica Electronica*, vol. 16, n. 2, 2013.
51. ^ Longrich N R., Horner J.R., Erickson G.M. & Currie P.J. (2010), "Cannibalism in Tyrannosaurus rex" (http://www.plosone.org/article/info:doi/10.1371/journal.pone.0013419), *Public Library of Science*.
52. ^ *Copia archiviata*, su *discoveryuk.com*. URL consultato il 28 luglio 2013 (archiviato dall'url originale il 19 gennaio 2012)., Discover Ed (June 22, 2011) *Dino Gangs*. Retrieved on July 28, 2013 from *Copia archiviata*, su *discoveryuk.com*. URL consultato il 28 luglio 2013 (archiviato dall'url originale il 19 gennaio 2012).
53. ^ Nick Collins, *Tyrannosaurus Rex 'hunted in packs'*, in *The Telegraph*, 22 giugno 2011. URL consultato il 23 marzo 2014.

54. *Copia archiviata*, su *discoveryuk.com*. URL consultato il 28 luglio 2013 (archiviato dall'url originale il 19 gennaio 2012)., Discover Ed(June 22, 2011) Dino Gangs. Retrieved on July 28, 2013 from *Copia archiviata*, su *discoveryuk.com*. URL consultato il 28 luglio 2013 (archiviato dall'url originale il 19 gennaio 2012).
55. ^ [5] (http://digitaljournal.com/article/326451), Wallis, Paul(June 11, 2012) Op-Ed: T. Rex pack hunters? Scary, but likely to be true. Retrieved on July 28, 2013 from http://digitaljournal.com/article/326451
56. ^ Switek, B. (2011). "A bunch of bones doesn't make a gang of bloodthirsty tyrannosaurs: Evidence presented in Dino Gangs that tyrannosaurs hunted cooperatively is a triumph of PR over hard scientific evidence. (http://www.guardian.co.uk/science/blog/2011/jul/25/bunch-bones-gang-bloodthirsty-tyrannosaurs)" *The Guardian*, July 25, 2011. Accessed online July 29, 2013, http://www.guardian.co.uk/science/blog/2011/jul/25/bunch-bones-gang-bloodthirsty-tyrannosaurs
57. ^ Lawrence Witmer, *Dino Gangs: solitary, communal, or cooperative hunting in tyrannosaurs*, Pick & Scalpel WitmerLab at Ohio University, 13 luglio 2011. URL consultato il 12 ottobre 2013.
58. ^ Ian Sample, *Researchers find first sign that tyrannosaurs hunted in packs*, su *The Guardian*, 23 luglio 2014. URL consultato il 28 luglio 2014.
59. ^ DOI: 10.1371/journal.pone.0103613 (https://dx.doi.org/10.1371%2Fjournal.pone.0103613)
60. ^ Dinosauro.eu, *Rituali di corteggiamento tra dinosauri*, su *dinosauro.eu*.
61. ^ Wolff EDS, Salisbury SW, Horner JR, Varricchio DJ, *Common Avian Infection Plagued the Tyrant Dinosaurs*. PLoS ONE 4(9) (2009): e7288 online (http://www.plosone.org/article/info%3Adoi%2F10.1371%2Fjournal.pone.0007288)
62. ^ E. D. S. Wolff, S. W. Salisbury, J. R. Horner, D. J. Varricchio, *Common Avian Infection Plagued the Tyrant Dinosaurs*. PLoS ONE, 4(9),(2009)
63. ^ Più precisamente nutrimento simpatrico o conspecifico di Tyrannosauridae
64. ^ *Preparation and mounting*, su *fieldmuseum.org*. URL consultato il 10 giugno 2010 (archiviato dall'url originale il 17 marzo 2009).
65. ^ (EN) Erickson, G., Makovicky, P. J., Currie, P. J., Norell, M., Yerby, S., Brochu, C. A., *Gigantism and life history parameters of tyrannosaurid dinosaurs*, in *Nature*, vol. 430, maggio 2004. URL consultato il 10 giugno 2010.
«no».
66. ^ *Dig pulls up five T. rex specimens*, su *news.bbc.co.uk*. URL consultato il 10 giugno 2010.

Bibliografia

- Brochu, C.R. 2003. Osteology of Tyrannosaurus rex: insights from a nearly complete skeleton and high-resolution computed tomographic analysis of the skull. Memoirs of the Society of Vertebrate Paleontology. 7: 1-138.
- AA.vv. Dinosauri e altri animali preistorici, Giorgio Mondadori ed., pp. 256 257
- Henderson, D.M. 1999. Estimating the masses and centers of mass of extinct animals by 3-D mathematical slicing. Paleobiology 25: 88–106.
- Farlow, J.O., Smith, M.B., & Robinson, J.M. 1995. Body mass, bone "strength indicator", and cursorial potential of Tyrannosaurus rex. Journal of Vertebrate Paleontology 15: 713-725
- Carr, T.D. & Williamson, T.E. 2004. Diversity of late Maastrichtian Tyrannosauridae (Dinosauria: Theropoda) from western North America. Zoological Journal of the Linnean Society 142: 479–523
- Osborn, H. F. 1905.Tyrannosaurus and other Cretaceous carnivorous dinosaurs. Bulletin of the American Museum of Natural History 21;259–265
- Horner John R - Padian Kvin, 2004. Age an growth dynamics of Tyrannosaurus rex, Royal Society Publishing, Volume 271, Numero 1551/22 settembre 2004 Pagg. 1875-1880
- Alexander, R. M. 1997 Size and scaling. In "The encyclopedia of dinosaurs" (ed. P. Currie & K. Padian), pp. 665–667. San Diego, CA: Academic.
- Schweitzer Mary Higby, Suo Zhiyong, Avci Recep, Asara John M., Allen Mark A., Arce Fernando Teran, Horner John R. 2007. Analyses of Soft Tissue from Tyrannosaurus rex Suggest the Presence of Protein. In "Science", Vol. 316. no. 5822, pp. 277 – 280, 13 aprile 2007, DOI: 10.1126/science.1138709
- Carpenter Kenneth, 1990. Variation in Tyrannosaurus Rex, In: Carpenter, K. & Currie, P.J. (Eds.). Dinosaur Systematics: Approaches and Perspectives. New York: Cambridge University
- Carpenter Kennet, Smith Matt, 2001. Forelimb osteology and biomechanics of Tyrannosaurus Rex. In: Tanke D., Carpenter K. "Mesozoic vertebrate life", ed. Indiana university press, Bloomington, Indiana, 2001.
- Erickson, G.M., Makovicky, P.J., Currie, P.J., Norell, M.A., Yerby, S.A., & Brochu, C.A. 2004. Gigantism and comparative life-history parameters of tyrannosaurid dinosaurs. Nature 430: 772–775.
- Appenzler, T., T. rex Was Fierce, Yes, But Feathered, Too. Science vol. 258/n.5436, pp. 2052–2053, 24 settembre 1999.
- Xu X., Norell, M.A., Kuang X., Wang X., Zhao Q., & Jia C. 2004. Basal tyrannosauroids from China and evidence for protofeathers in tyrannosauroids. Nature 431, pp 680–684.
- Sumida S.S., Brochu C.A. Phylogenetic Context for the Origin of Feathers. American Zoology, vol.40, Numero 4, pp. 475–485, Agosto 2000, DOI 101093
- Ruxton G.D., Huston D.C., 2003. Could Tyrannosaurus rex have been a scavenger rather than a predator? An energetics approach. The royal society, Biological Sciences, vol. 270, pp. 731–733, 7 aprile 2003
- Horner J.R., 1994. Steak knives, beady eyes, and tiny little arms (a portrait of T. rex as a scavenger), Special Publication – The Paleontological Society, v.7, pp. 157–164.
- Horner J.R., Lessem D.; The Complete T-rex; Simon & Schuster, 1993;ISBN 0-671-74185-3, 9781741853.
- Lingham-Soliar T., 2002. Guess who's coming to dinner: A portrait of Tyrannosaurus as a predator. Geology today, v.14, pp. 16–20, 4 gennaio 2002

Altri progetti

- Wikiquote contiene citazioni sul **tirannosauro**
- Wikibooks contiene un libro per bambini con un capitolo su ***Tyrannosaurus***
- Wikizionario contiene il lemma di dizionario «**tirannosauro**»

- Wikiversità contiene risorse su ***Tyrannosaurus rex***
- Wikimedia Commons (https://commons.wikimedia.org/wiki/?uselang=it) contiene immagini o altri file su ***Tyrannosaurus* (https://commons.wikimedia.org/wiki/Category:Tyrannosaurus_rex?uselang=it)**
- Wikispecies (https://species.wikimedia.org/wiki/?uselang=it) contiene informazioni su ***Tyrannosaurus* (https://species.wikimedia.org/wiki/Tyrannosaurus?uselang=it)**

Collegamenti esterni

-
- (EN) *Tyrannosaurus rex*, su *Enciclopedia Britannica*, Encyclopædia Britannica, Inc.
- (EN) *Tyrannosaurus rex*, su *Fossilworks.org*.